





REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

1
R 454
t. 73
N 47

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

13

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT
fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

VILLY AELLEN
Sous-Directeur

HERMANN GISIN
Conservateur des arthropodes

et

EUGÈNE BINDER
Conservateur des invertébrés

TOME 73

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

—
1966

TABLE DES MATIÈRES

Tome 73 — 1966

Fascicule 1

N ^{os}	Pages
1. AEBLI, Heinrich. Rassenunterschiede in Bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei <i>Rana temporaria</i> in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). Mit 6 Abbildungen und 10 Tabellen	1-36
2. DUBOIS, Georges. Un Néodiplostome (Trematoda: Diplostomatidae) chez le Tamarin <i>Leontocebus nigricollis</i> (Spix). Avec 3 figures dans le texte	37-42
3. GALLERA, J. et C. DICENTA. Renversement de l'axe dorso-ventral du nœud de Hensen dans la ligne primitive de l'embryon de Poulet. Avec 6 figures dans le texte	43-54
4. HÄUSERMANN, Walter. Untersuchungen zur Variabilität der Sex Ratio von <i>Planococcus citri</i> (Risso) (<i>Coccidea</i> : <i>Homoptera</i>)	55-112
5. PILLERI, G. Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins <i>Plantanista gangetica</i> . Mit 2 Textfiguren und 3 Tafeln	113-118
6. AELLEN, V. Notes sur <i>Tadarida teniotis</i> (Raf.) (Mammalia, Chiroptera) — I. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. Avec 5 figures dans le texte et 1 planche hors-texte	119-160
7. PILLERI, G. Note on the brain anatomy of the humpback whale, <i>Megaptera novaengliae</i> . With 2 figures in the text and 3 plates	161-165

Fascicule 2

ULRICH, Hans. Jakob Seiler zum 80. Geburtstag. Sein wissenschaftliches Werk.	167-184
8. BOURGOGNE, Jean. Un Eumeta nouveau de l'Angola (<i>Lep. Psychidae</i>). Avec 11 figures dans le texte . . .	185-192

N ^{os}		Pages
9.	BOVEY, Paul. Le problème des formes orange chez <i>Zygaena ephialtes</i> (L.). Avec 1 planche en couleurs hors texte	193-218
10.	CHEN, P. S., F. HANIMANN und C. ROEDER-GUANELLA. Phosphatester der Aminosäuren Serin und Tyrosin sowie des Äthanolamins in <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 4 Textabbildungen	219-228
11.	GLOOR, H. und H. R. KOBEL. <i>Antennapedia</i> (<i>ss^{Anp}</i>), eine homoeotische Mutante bei <i>Drosophila hydei</i> Sturtevant. Mit 4 Textfiguren und 1 Tafel	229-252
12.	HADORN, Ernst. Über eine Änderung musterbestimmender Qualitäten in einer Blastenkultur von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	253-266
13.	HALKKA, Ritva and Olli HALKKA. Periodomorphosis of Intersexual Individuals in the Diplopod <i>Schizophylum sabulosum</i> (L.). With 12 text figures	267-282
14.	KIECHLE, Herbert und Hans BUCHNER. Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: V. <i>Dimorphismus und Bisexualität bei Asplanchna</i> . Mit 4 Textabbildungen	283-300
15.	MISLIN, H. Experimenteller Nachweis der Beeinflussung des Elektrokardiogramms (EKG) dekapoder Krebse (<i>Astacus fluviatilis</i> F., <i>Astacus leptodactylus</i> E., <i>Carcinus maenas</i> L.) durch optische Reize (<i>Optocardialer Hemmreflex</i>). Mit 9 Textabbildungen	301-312
16.	SAUTER, Willi. Was ist <i>Grapholita chavanneana</i> de la Harpe 1858 (<i>Lep. Tortricidae</i>)? Mit 1 Textabbildung und 1 Tafel	313-320
17.	STEINER, Hans. Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen. Kreuzungsergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der <i>Spermestidae</i> . Mit 3 Abbildungen im Text.	321-338
18.	STERN, Curt. Pigmentation Mosaicism in Intersexes of <i>Drosophila</i> . With 5 figures	339-356
19.	TARDENT, Pierre. Zur Sexualbiologie von <i>Hydra attenuata</i> (Pall). Mit 8 Textabbildungen	357-382
20.	WHITE, M.J.D. Further Studies on the Cytology and Distribution of the Australian Parthenogenetic Grasshopper, <i>Moraba virgo</i> . With 3 figures	383-398

Fascicule 3

21.	KRÄMER, A. Sichtmarkierung bei Gamsen und andern einheimischen Huftieren	400-407
-----	--	---------

N ^{os}		Pages
22.	KURT, Fred. Feldbeobachtungen und Versuche über das Revierverhalten der Rehböcke (<i>Capreolus capreolus</i> L.). Mit 4 Textabbildungen und einer Tabelle	408-421
23.	SÄGESSER, H. Über den Einfluss der Höhe auf einige biologische Erscheinungen beim Reh (<i>Capreolus c. capreolus</i> und bei der Gemse (<i>Rupicapra r. rupicapra</i>). Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen	422-433
24.	SCHLOETH, R. Verwandtschaftliche Beziehungen und Rudelbildung beim Rothirsch (<i>Cervus elaphus</i> L.). Mit einer Textabbildung	434-440
25.	WANDELER, A. Ursachen der Nebennierenhypertrophie beim Reh (<i>Capreolus c. capreolus</i>). Vorläufige Mitteilung. Mit 2 Textabbildungen)	441-446
26.	NIEVERGELT, Bernhard. Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (<i>Capra ibex</i> L.). Mit 5 Tabellen	446-454
27.	HUBER, W., U. GRAF und I. WANDELER. Zur Biometrie des Säugetierschwanzes (Vorläufige Mitteilung). Mit 14 Textabbildungen	455-467
28.	TARDENT, P. und U. MORGENTHALER. Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei <i>Hydra attenuata</i> Pall. Mit einer Textabbildung und 3 Tabellen	468-480
29.	TARDENT, Pierre. Expériences zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei <i>Hydra attenuata</i> (Pall.). Avec 3 figures dans le texte	481-492
30.	GALLERA, J. Mise en évidence du rôle de l'ectoblaste dans la différenciation des somites chez les Oiseaux. Avec 5 figures dans le texte	492-503
31.	HAUSER, R. und F. E. LEHMANN. Abhängigkeit der normogenetischen Regeneration der Schwanzspitze bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. von einem neurogenen Faktor im Liquor cerebrospinalis. Mit 4 Textabbildungen	503-511
32.	SCHEURER, R. und M. LÜSCHER. Die phasenspezifische Eireifungskompetenz der Ovarien von <i>Leucophaea maderae</i> . Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle	511-516
33.	WYSS-HUBER und M. LÜSCHER. Über die hormonale Beeinflussbarkeit der Proteinsynthese in vitro im Fettkörper von <i>Leucophaea maderae</i> (Insecta). Mit einer Textabbildung	517-521
34.	BÉGUIN, François. Un intestin externe: la cuticule des cestodes et les structures qui lui sont associées. Avec 2 figures dans le texte.	521-526
35.	UEHLINGER, Verena. Description chez <i>Xenopus laevis</i> D. d'une mutation dominante « Screwy » (S), létale à l'état homozygote. Avec 3 figures dans le texte et un tableau	527-534

N ^{os}		Pages
36.	MISLIN, H. Zum Problem der Innervation und Erregungsausbreitung bei den aktiv pulsierenden Flughautvenen der Chiroptera <i>Pteropus vampyrus</i> und <i>Myotis myotis</i> . Mit 2 Textabbildungen und 10 Tabellen	534-547
37.	MEYLAN, A. Données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores européens (Mamm.). Avec 12 figures et un tableau	548-558
38.	WEBER, Rudolf. Über den Wirkungsmechanismus des Thyroxins in der Metamorphose der Amphibien. Mit 3 Textabbildungen	559-567
39.	PERRET, M.-M., H.-J. HUGGEL et W. GEIGER. Développement du cœur embryonnaire de la truite: formation de fibres striées. Avec 2 planches hors texte	567-570
40.	GOLDSMITH, N. F., H. HUGGEL and C. A. BOUVIER. The Effects of Norethynodrel with Mestranol (Enovid) on Serum Cations and Blood Clotting in the Rat. With 2 text figures	571-578

Fascicule 4

41.	MATTHEY, R. Note sur un nouveau caryotype dans le système chromosomique polymorphe de <i>Mus (Leggada) minutoides musculoides</i> Smith. Avec 5 figures dans le texte	579-584
42.	MATTHEY, R. Le polymorphisme chromosomique des <i>Mus</i> africains du sous-genre <i>Leggada</i> . Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus. Avec 4 figures dans le texte	585-607
43.	ZEIER, H. Prüfung der mnestischen Leistungsfähigkeit bei Tauben	609-619
44.	FIORONI, P. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (<i>Mollusca, Gastropoda</i>). Mit 113 Textabbildungen	621-876
45.	MODAK, S. P. Analyse expérimentale de l'origine de l'endoblaste embryonnaire chez les oiseaux. Avec 6 figures dans le texte et 2 planches hors-texte	877-908

INDEX DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

	Pages
AEBLI, Heinrich. Rassenunterschiede in Bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei <i>Rana temporaria</i> in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). Mit 6 Abbildungen und 10 Tabellen	1-36
AELLEN, V. Notes sur <i>Tadarida teniotis</i> (Raf.) (Mammalia, Chiroptera) — I. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. Avec 5 figures dans le texte et 1 planche hors-texte	119-160
BÉGUIN, François. Un intestin externe: la cuticule des cestodes et les structures qui lui sont associées. Avec 2 figures dans le texte	521-526
BOURGOGNE, Jean. Un Eumeta nouveau de l'Angola (<i>Lep. Psychidae</i>). Avec 11 figures dans le texte	185-192
BOVEY, Paul. Le problème des formes orange chez <i>Zygaena ephialtes</i> (L.). Avec 1 planche en couleurs hors texte . . .	193-218
CHEN, P. S., F. HANIMANN und C. ROEDER-GUANELLA. Phosphatester der Aminosäuren Serin und Tyrosin sowie des Äthanolamins in <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 4 Textabbildungen	219-228
DUBOIS, Georges. Un Néodiplostome (Trematoda: Diplostomatidae) chez le Tamarin <i>Leontocebus nigricollis</i> (Spix). Avec 3 figures dans le texte	37-42
FIORONI, P. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (<i>Mollusca, Gastropoda</i>). Mit 113 Textabbildungen	621-876
GALLERA, J. et C. DICENTA. Renversement de l'axe dorso-ventral du nœud de Hensen dans la ligne primitive de l'embryon de Poulet. Avec 6 figures dans le texte	43-54
GALLERA, J. Mise en évidence du rôle de l'ectoblaste dans la différenciation des somites chez les Oiseaux. Avec 5 figures dans le texte	492-503

GLOOR, H. und H. R. KOBEL. <i>Antennapedia</i> (<i>ss^{Anp}</i>), eine ho-moeotische Mutante bei <i>Drosophila hydei</i> Sturtevant. Mit 4 Textfiguren und 1 Tafel	229-252
GOLDSMITH, N. F., H. HUGGEL and C. A. BOUVIER. The Effects of Norethynodrel with Mestranol (Enovid) on Serum Cations and Blood Clotting in the Rat. With 2 text figures	571-578
HADORN, Ernst. Über eine Änderung musterbestimmender Qualitäten in einer Blastemkultur von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	253-266
HALKKA, Ritva and Olli HALKKA. Periodomorphosis of Inter-sexual Individuals in the Diplopod <i>Schizophyllum sabulosum</i> (L.). With 12 text figures.	267-282
HAUSER, R. und F. E. LEHMANN. Abhängigkeit der normo-genetischen Regeneration der Schwanzspitze bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. von einem neurogenen Faktor im Liquor cerebrospinalis. Mit 4 Textabbildungen	503-511
HÄUSERMANN, Walter. Untersuchungen zur Variabilität der Sex Ratio von <i>Planococcus citri</i> (Risso) (<i>Coccoidea: Homoptera</i>)	55-112
HUBER, W., U. GRAF und I. WANDELER. Zur Biometrie des Säugetierschwanzes (Vorläufige Mitteilung). Mit 14 Textabbildungen	455-467
KIECHLE, Herbert und Hans BUCHNER. Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: V. <i>Dimorphismus und Bisexualität bei Asplanchna</i> . Mit 4 Textabbildungen	283-300
KRÄMER, A. Sichtmarkierung bei Gemsen und andern einheimischen Huftieren	400-407
KURT, Fred. Feldbeobachtungen und Versuche über das Revierverhalten der Rehböcke (<i>Capreolus capreolus</i> L.). Mit 4 Textabbildungen und einer Tabelle	408-421
MATTHEY, R. Note sur un nouveau caryotype dans le système chromosomique polymorphe de <i>Mus (Leggada) minutoides musculoides</i> Smith. Avec 5 figures dans le texte	579-584
MATTHEY, R. Le polymorphisme chromosomique des <i>Mus</i> africains du sous-genre <i>Leggada</i> . Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus. Avec 4 figures dans le texte	585-607
MEYLAN, A. Données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores européens (Mamm.). Avec 12 figures et un tableau	548-558
MISLIN, H. Experimenteller Nachweis der Beeinflussung des Elektrocardiogramms (EKG) dekapoder Krebse (<i>Astacus fluviatilis</i> F., <i>Astacus leptodactylus</i> E., <i>Carcinus maenas</i> L.) durch optische Reize (<i>Optocardialer Hemmreflex</i>). Mit 9 Textabbildungen	301-312

MISLIN, H. Zum Problem der Innervation und Erregungsausbreitung bei den aktiv pulsierenden Flughautvenen der Chiroptera <i>Pteropus vampyrus</i> und <i>Myotis myotis</i> . Mit 2 Textabbildungen und 10 Tabellen	534-547
MODAK, S. P. Analyse expérimentale de l'origine de l'endoblaste embryonnaire chez les oiseaux. Avec 6 figures dans le texte et 2 planches hors-texte	877-908
NIEVERGELT, Bernhard. Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (<i>Capra ibex</i> L.). Mit 5 Tabellen	446-454
PERRET, M.-M., H.-J. HUGGEL et W. GEIGER. Développement du cœur embryonnaire de la truite: formation de fibres striées. Avec 2 planches hors texte	567-570
PILLERI, G. Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelfins <i>Plantanista gangetica</i> . Mit 2 Textfiguren und 3 Tafeln	113-118
PILLERI, G. Note on the brain anatomy of the humpback whale, <i>Megaptera novaengliae</i> . With 2 figures in the text and 3 plates	161-165
SÄGESSER, H. Über den Einfluss der Höhe auf einige biologische Erscheinungen beim Reh (<i>Capreolus c. capreolus</i>) und bei der Gemse (<i>Rupicapra r. rupicapra</i>). Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen	422-433
SAUTER, Willi. Was ist <i>Grapholita chavanneana</i> de la Harpe 1858 (<i>Lep. Tortricidae</i>)? Mit 1 Textabbildung und 1 Tafel	313-320
SCHEURER, R. und M. LÜSCHER. Die phasenspezifische Eireifungskompetenz der Ovarien von <i>Leucophaea maderae</i> . Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle	511-516
SCHLOETH, R. Verwandtschaftliche Beziehungen und Rudelbildung beim Rothirsch (<i>Cervus elaphus</i> L.). Mit einer Textabbildung	434-440
STEINER, Hans. Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen. Kreuzungsergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der <i>Spermestidae</i> . Mit 3 Abbildungen im Text	321-338
STERN, Curt. Pigmentation Mosaicism in Intersexes of <i>Drosophila</i> . With 5 figures	339-356
TARDENT, Pierre. Zur Sexualbiologie von <i>Hydra attenuata</i> (Pall). Mit 8 Textabbildungen	357-382
TARDENT, P. und U. MORGENTHALER. Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei <i>Hydra attenuata</i> Pall. Mit einer Textabbildung und 3 Tabellen	468-480
TARDENT, Pierre. Experimente zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei <i>Hydra attenuata</i> (Pall.). Avec 3 figures dans le texte	481-492

	Pages
UEHLINGER, Verena. Description chez <i>Xenopus laevis</i> D. d'une mutation dominante «Screwly» (S), létale à l'état homozygote. Avec 3 figures dans le texte et un tableau	527-534
ULRICH, Hans. Jakob Seiler zum 80. Geburtstag. Sein wissenschaftliches Werk	167-184
WANDELER, A. Ursachen der Nebennierenhypertrophie beim Reh (<i>Capreolus c. capreolus</i>). Vorläufige Mitteilung. Mit 2 Textabbildungen)	441-446
WEBER, Rudolf. Über den Wirkungsmechanismus des Thyroxins in der Metamorphose der Amphibien. Mit 3 Textabbildungen	559-567
WHITE, M.J.D. Further Studies on the Cytology and Distribution of the Australian Parthenogenetic Grasshopper, <i>Moraba virgo</i> . With 3 figures	383-398
WYSS-HUBER und M. LÜSCHER. Über die hormonale Beeinflussbarkeit der Proteinsynthese in vitro im Fettkörper von <i>Leucophaea maderae</i> (Insecta). Mit einer Textabbildung	517-521
ZEIER, H. Prüfung der mnestischen Leistungsfähigkeit bei Tauben	609-619

0.5494
D

X

Tome 73

Fascicule 1 (Nos 1-7)

Avril 1966

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

VILLY AELLEN

Sous-Directeur

HERMANN GISIN

Conservateur principal

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

1966

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 73. En cours de publication

Fascicule 1.

	Pages
N° 1. AEBLI, Heinrich. Rassenunterschiede in Bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei <i>Rana temporaria</i> in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). Mit 6 Abbildungen und 10 Tabellen	1-36
N° 2. DUBOIS, Georges. Un Néodiplostome (Trematoda: Diplostomatidae) chez le Tamarin <i>Leontocebus nigricollis</i> (Spix). Avec 3 figures dans le texte	37-42
N° 3. GALLERA, J. et C. DICENTA. Renversement de l'axe dorso-ventral du nœud de Hensen dans la ligne primitive de l'embryon de Poulet. Avec 6 figures dans le texte	43-54
N° 4. HÄUSERMANN, Walter. Untersuchungen zur Variabilität der Sex Ratio von <i>Planococcus citri</i> (Risso) (<i>Coccoidea: Homoptera</i>)	55-112
N° 5. PILLERI, G. Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins <i>Plananista gangetica</i> . Mit 2 Textfiguren und 3 Tafeln.	113-118
N° 6. AELLEN, V. Notes sur <i>Tadarida teniotis</i> (Raf.) (Mammalia, Chiroptera) — I. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. Avec 5 figures dans le texte et 1 planche hors-texte	119-160
N° 7. PILLERI, G. Note on the brain anatomy of the humpback whale, <i>Megaptera novaengliae</i> . With 2 figures in the text and 3 plates . .	161-165

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 105.—

Union postale Fr. 110.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Rassenunterschiede in bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei *Rana temporaria* in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz)

von

Heinrich AEBLI

Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut der Universität Zürich *

Mit 6 Abbildungen und 10 Tabellen.

INHALT

I. PROBLEMSTELLUNG	2
II. MATERIAL UND METHODEN	3
1. Verzeichnis der Fundplätze	3
2. Aufzuchtmethode	5
a) Laichauslese	5
b) Aufzucht und Fütterung	5
c) Fixierungsalter und Fixiermethode	6

* *Dank.* — Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Hadorn danke ich bestens für die Leitung der Arbeit. Ebenso danke ich Herr Prof. Dr. E. Witschi für viele wichtige Hinweise. Meinen besten Dank schulde ich auch Herrn Dr. Th. Reich, Rektor der Kantossschule Glarus, der es mir ermöglichte trotz meiner Lehrtätigkeit an dieser Schule, meine Arbeit abzuschliessen. Seine mathematisch-statistischen Ratschläge haben weitgehend zum Gelingen der Dissertation beigetragen.

Mein Dank gilt weiter dem damaligen Glarner Polizeidirektor, Herrn Regierungsrat D. Stauffacher für die erteilten Ausnahmegewilligungen, meiner Mutter für ihre Mithilfe bei den Aufzuchten und meiner Frau für ihr grosses Verständnis.

3. Freifänge	7
a) Auswahl der Freifangplätze	7
b) Das Alter der Freifänge	8
4. Auswertung	8
a) Sektion und Zeichnen	8
b) Form der Gonaden als Kriterium der Geschlechtsdifferenzierung	9
c) Ausmessen	10
d) Statistische Auswertung	10
III. ERGEBNISSE	13
1. Vergleich der Aufzuchtgeschwindigkeiten	13
a) Abhängigkeit von der Meereshöhe	13
b) Unabhängigkeit vom hydrographischen Einzugsgebiet	17
c) Abhängigkeit vom Lokalklima	18
2. Mortalität	20
3. Vergleich zwischen Aufzucht- und Freifangserien	21
4. Verteilung der verschiedenen Mischrassen	24
a) Abhängigkeit von der Meereshöhe	24
b) Abhängigkeit vom Einzugsgebiet	26
c) Unabhängigkeit vom Lokalklima	30
d) Isolationswirkungen	30
IV. DISKUSSION	31
Zusammenfassung	32
Summary	32
Résumé	33
Literatur.	34

PROBLEMSTELLUNG

E. WITSCH hat in verschiedenen Publikationen (1913-25) festgestellt, dass *Rana temporaria* in Mitteleuropa in zwei Rassen auftritt, die sich in der Gonadenentwicklung unterscheiden.

1. Das Verbreitungsgebiet der „differenzierten Rasse“ liegt in den Alpen und in Nordeuropa. Dabei erfolgt die Differenzierung der Gonaden in direkter Richtung zu Hoden bzw. Ovarien.

2. Die „undifferenzierte Rasse“ ist in Süddeutschland und im Schweizer Mittelland verbreitet. Hier machen die männlichen

Tiere eine Umwegentwicklung durch, indem ihre Gonaden zuerst mehr oder weniger zu Ovarien differenziert und erst sekundär zu Hoden umgestaltet werden. Diese Entwicklung in weiblicher Richtung kann in einzelnen Fällen so weit gehen, dass selbst beim Eintritt der Geschlechtsreife im 4. Lebensjahr die Umdeterminierung nur teilweise stattgefunden hat. So berichtet WITSCHI (1925) von zwei funktionstüchtigen Hermaphroditen, die neben voll entwickelten Ovarien auch Teile eines Hodens enthielten.

Bei der Geschlechtsreife ist das Geschlechtsverhältnis in beiden Rassen ungefähr 1:1 (WITSCHI 1914). Es ist anzunehmen, dass damit die primäre, genetisch bestimmte Geschlechtsrelation verwirklicht ist. Bis heute ist es allerdings noch nicht gelungen, bei *Rana temporaria* Geschlechtschromosomen eindeutig nachzuweisen. Doch hat schon WITSCHI (1922) festgestellt, dass die Zuordnung zur differenzierten bzw. undifferenzierten Rasse genetisch bedingt ist, und dass dabei die Spermien offenbar einen entscheidenden Einfluss ausüben.

Im Kanton Glarus kommt *Rana temporaria* in Meereshöhen von 400-2100 Metern vor. Dabei sind die Populationen auf zahlreiche mehr oder weniger isolierte, kleine hydrographische Einzugsgebiete verteilt.

Die vorliegende Arbeit setzt sich zum Ziel, die Rassenverteilung für eine genügend grosse Zahl von Fundplätzen zu untersuchen. Dabei geht es zunächst darum, die Verbreitung der differenzierten und der undifferenzierten Rassen festzustellen. In Laboraufzuchten soll zudem geprüft werden, ob die Geschlechtsdifferenzierung im Freiland und unter standardisierten Bedingungen übereinstimmt. Gleichzeitig geben die Laborzuchten Gelegenheit, das Tempo der Entwicklungsgeschwindigkeit bis zur Metamorphose vergleichsweise für die zu untersuchenden Fundplätze zu studieren.

MATERIAL UND METHODEN

1. VERZEICHNIS DER FUNDPLÄTZE

Das für die vorliegende Arbeit verwendete Material stammt von den in Tab. 1 aufgeführten 33 Fundorten.

TAB. 1.

*Liste der Fundorte F 1-33 aufgereiht
nach hydrographischen Einzugsgebieten E I-IX.*
H = Höhe über Meer, K = Koordinaten der Landeskarte 1:50 000,
F = Freifangserien, A = Laboraufzuchtserien

E	F	H	K	
I	1. Murgtal	1630	732 100/211 750	F A
	2. Gspon	1390	732 650/214 800	F
	3. Mürtschenalp	1620	730 600/214 000	A
II	4. Talalpsee	1090	728 700/217 500	F A
	5. Spanneggsee	1420	728 600/215 350	A
III	6. Altendorf	410	704 500/227 900	A
	7. Benknerriet	420	719 400/225 550	F A
	8. Gäsi	420	727 200/220 950	F
IV	9. Leuggelbach	550	722 150/203 850	F A
	10. Linthal	650	719 000/197 700	A
	11. Tierfehd	790	718 200/194 650	F A
	12. Oberblegisee	1420	719 900/204 150	F A
	13. Urnerboden	1310	714 250/195 700	F A
	14. Durnachtal	1310	721 900/196 350	F A
V	15. Kies	880	725 700/204 150	A
	16. Garichte	1660	726 700/201 300	F A
	17. Sunneberg	2090	726 000/198 900	A
	18. Engisee	2010	724 900/199 200	F A
VI	19. Aeschen	960	732 400/198 400	F A
	20. Wichlenalp	1320	728 200/194 450	F A
	21. Wichlenmatt	2040	725 700/195 700	A
	22. Kühboden	1950	729 600/199 600	A
VII	23. Krauchtal	1420	735 750/204 300	F A
	24. Gnappetriet	1530	735 600/206 000	A
	25. Schönbühl	2100	736 700/208 350	A
VIII	26. Obersee	990	719 200/216 200	A
	27. Lachenalp	1560	715 450/212 750	A
	28. Schwändital	1250	718 000/218 700	F A
IX	29. Klöntal	880	712 900/209 000	A
	30. Richisau	1100	712 200/209 100	A
	31. Prigel	1540	708 750/206 200	A
	32. Brüschalp	1500	710 000/209 750	A
	33. Längenegg	1570	715 650/211 150	A

2. AUFGUCHTMETHODE

a. Laichauslese

Vorversuche haben gezeigt, dass zwischen verschiedenen Gelegen des gleichen Fundorts bedeutende Unterschiede im Differenzierungsgrad bestehen können. Da wir uns im Glarnerland im Übergangsbereich zwischen der differenzierten und der undifferenzierten Rasse befinden, ist dies zu erwarten. Der Genotypus des einzelnen Elternpaares wird meist nicht der durchschnittlichen Genfrequenz der Mischpopulation des betreffenden Standorts entsprechen. Deshalb entnahm ich die zur Aufzucht notwendigen Eier nicht einem einzigen Laichballen. Aus praktischen Gründen konnte die Auswahl aber auch nur eine beschränkte Anzahl Gelege umfassen. So wurden 10 Laichballen eines Fundortes je 12 Eier zur Aufzucht entnommen. Von den daraus sich entwickelnden 120 Larven wurden die ersten 100 metamorphosierten Tiere ausgewertet. Da nicht an allen Orten die nötige Gelegezahl zu finden war, mussten einzelne Zuchtserien aus weniger als 10 Laichballen zusammengestellt werden. Es betrifft dies die folgenden Standorte: Lachenalp Nr. 27 (nur 6 Laichballen gefunden), Linthal 10 (6), Prigel 31 (8), Brüschalp 32 (3), Längenegg 33 (6), Schönbühl 25 (3) und Kühboden 22 (5). Einzig 3 Serien wiesen eine so grosse Sterblichkeit auf, dass von den 120 angesetzten Eiern weniger als 100 Larven die Metamorphose erreichten: Gäsli 8 (nur 82 Exemplare), Kies 15 (66) und Obersee 26 (67). Für Kies 15 und Obersee 26 wurden die Aufzuchtversuche ein Jahr später mit 150 Eiern wiederholt. Die Mortalität blieb im gleichen Rahmen. Es scheint, dass sie hier standortsbedingt gross ist. Sie erstreckte sich auch auf alle untersuchten Laichballen im gleichen Masse.

b. Aufzucht und Fütterung

Um jede gegenseitige Beeinflussung durch Bewegungsreize und Ausscheidungsprodukte auszuschliessen, wurden die Tiere einzeln in Joghurtbechern von 2 dl Inhalt aufgezogen. Je Becher setzte ich 1 Ei in zimmerwarmes Wasser. Nach dem Abbau des Dotters wurden die Larven mit Brennesselpulver (*Urtica dioeca*) gefüttert, während der ersten 15 Tage alle 3 Tage, dann täglich. Es konnte

darauf verzichtet werden, das Wasser in den Gefässen zu erneuern. Vorversuche zeigten, dass 2 oder 3 Kaulquappen zusammen in einem Joghurtbecher aufgezogen, selten zur Metamorphose gelangten. Dasselbe war der Fall, wenn grosse Aquariengläser dicht besetzt wurden. Selbst bei einer Populationsdichte von nur 3 Larven pro Liter verzögerte sich die Entwicklung sichtlich. Wahrscheinlich liegt diese Tatsache in Bewegungsreizen begründet. Crowding führt zu Entwicklungsverzögerung.

HODLER (1958, unveröffentlicht) konnte zeigen, dass sich Kaulquappen in dichter besiedelten Aquarien um ein Vielfaches häufiger bewegen als in weniger besiedelten. Die Entwicklungsverzögerung im Crow beruht nicht etwa auf unterschiedlichem Nahrungsangebot. Die Crow-Tiere frassen sogar bedeutend mehr als die übrigen. Indem HODLER eine Crow-Population lediglich durch ein Gitter von Einzeltieren getrennt aufzog, konnte er auch stoffliche Beeinflussung als Grund ausschliessen.

Durch die Einzelhaltung und den Verzicht auf die Erneuerung des Wassers konnten die Bewegungsreize minim gehalten werden. Allerdings musste alle 30 Tage Wasser nachgefüllt werden, um den Verdunstungsverlust wettzumachen. Es wurde auf einheitliche Bedingungen geachtet in bezug auf Wassermenge, Belichtung, Futterangebot und Temperatur.

Das Wachstum erfolgte wegen der erhöhten Temperatur von $18^{\circ} \pm 3^{\circ}$ und dem fehlenden Crowding in den meisten Fällen leicht beschleunigt im Vergleich zum Freiland mit Temperaturen von meist $10^{\circ} \pm 5^{\circ}$. Das Einsetzen der Metamorphose erfolgte hier etwa eine Woche später als im Labor.

c. Fixierungsalter und Fixiermethode

Zur Feststellung der Geschlechtsentwicklung war es wichtig, ein physiologisch möglichst gleichaltriges Material zu benützen. Da die Entwicklungszeiten sehr unterschiedlich sind, sowohl individuell als auch bezogen auf den Fundort, konnten die Untersuchungen nicht auf ein absolutes Larvenalter bezogen werden. Als physiologisch eindeutig definiertes „Alter“ wurde das Stadium des Vorderbeindurchbruchs gewählt. Es zeigte sich, dass bereits hier die Rassenunterschiede deutlich sind. Es ist relativ leicht *Rana temporaria* bis zur Metamorphose aufzuziehen, ohne dass

dabei eine grosse Mortalität in Kauf genommen werden muss. Die weitere Aufzucht jedoch gelingt nur schwer. So erschien aus praktischen Gründen die Metamorphose als der geeignetste Zeitpunkt zum Untersuchen der Geschlechtsdifferenzierung.

Alle 24 Stunden wurden die Zuchten kontrolliert und jene Tiere herausgelesen, bei denen ein oder beide Vorderbeine durchgebrochen waren. So erhielt ich eine grosse Einheitlichkeit. In der Körpergrösse unterschieden sich diese Tiere innerhalb der gleichen Zuchtserie und zwischen den verschiedenen Fangplätzen nur wenig ($\pm 5\%$). Die Freifangserien zeigten, wohl in der Folge des verschiedenen Nahrungsangebots, grössere Unterschiede ($\pm 10\%$).

Die Fixierung erfolgte durch Einlegen in Carnoy. Nach dreimaligem Wechsel der Fixierungsflüssigkeit in Abständen von 24 Stunden konnten die Tiere mehrere Monate ohne feststellbare Schrumpfung aufbewahrt werden. Carnoy eignet sich zur Fixierung in toto besonders gut, da es rasch eindringt. Die Tiere wurden beim Fixieren nicht brüchig und konnten so besser sezziert werden, als bei Verwendung anderer gebräuchlicher Fixierungsmittel.

3. FREIFÄNGE

a. Auswahl der Freifangplätze

Hier war die Beschaffung der nötigen Anzahl Tiere im richtigen Alter schwierig. Ein Fang kam zum vorneherein nur dort in Frage, wo *Rana temporaria* ein Massenvorkommen aufweist. Da es sich aber bald zeigte, dass die Ergebnisse der Freifänge mit den Aufzuchten übereinstimmen, genügten wenige Fangplätze. Es gelang mir dann immerhin 16 Freifangserien zu beschaffen (F in Tab. 1).

An allen Standorten mit Grosspopulation konnte ich genügend Freifänge machen. Einzig in Obersee 26 und Richisau 30 war dies nicht der Fall. Neben diesen beiden sind in Tab. 1 noch 15 Standorte aufgeführt, die nur Aufzuchtserien (A) aufweisen. Dabei handelt es sich durchwegs um Fangplätze, die nur von kleinen oder mittleren Populationen besiedelt sind.

Im Obersee 26 konnten trotz jeweiliger starker Laichtätigkeit im Frühjahr, nach tagelanger Sucharbeit in den Sommern 1961-63 nur total 5 frisch metamorphosierte Tiere gefangen werden. Schon kurze Zeit nach dem Schlüpfen war jeweilen von den Kaulquappen nichts mehr zu finden. Vielleicht wurde in diesen Jahren

die Brut durch die starken Schwankungen des Seespiegels weitgehend vernichtet. In diesem Falle fragt es sich aber, woher der Amphibienreichtum dieses Sees kommt. Möglicherweise kommen in einzelnen feuchten Jahren viele Tiere auf. In niederschlagsarmen Jahren aber trocknet der See fast aus. Durch Beobachtung der Verhältnisse über Jahre hinweg werde ich versuchen, diese Frage zu klären.

Im Richisau 30 wurde das kleine, an *Rana temporaria* reiche Sumpfgebiet leider vor wenigen Jahren drainiert. Die noch vorhandenen Altfrösche laichen zur Zeit der Schneeschmelze in den Schmelztümpeln zu Hunderten, sodass die Laichballen stellenweise das Wasser weitgehend verdrängen. An vielen Stellen ist der Wassermangel so gross, dass die Eier kaum mehr aufquellen. Dort wo der Laich am dichtesten liegt, habe ich auf ca. einem Quadratmeter 200 Laichballen gezählt. Da aber schon nach wenigen Tagen die Tümpel austrocknen, geht die gesamte Brut zugrunde. Infolge dieser Standorttreue wird die Population innert weniger Jahre aussterben.

b. Das Alter der Freifänge

Im Alter sind die gesammelten Jungfrösche naturgemäss weniger homogen als die aufgezogenen. Wenn auch gelegentlich Exemplare gefunden wurden, bei denen erst ein Vorderbein durchgebrochen war, muss im allgemeinen doch angenommen werden, dass die Tiere bis zu 5 Tagen älter sein konnten. In dieser Zeitspanne findet eine deutliche Resorption des Schwanzes statt. Unter den ausgewerteten Tieren befinden sich keine solche mit deutlich resorbierten Schwänzen, sodass angenommen werden kann, dass die „Altersstreuung“ nicht mehr als 5 Tage beträgt. Wie die Versuchsergebnisse zeigen, genügte die Auswahl innerhalb dieser Zeitspanne.

4. AUSWERTUNG

a. Sektion und Zeichnen

Seziert wurde in Carnoy unter dem Binokular. Nach dem Freilegen der Gonaden wurden diese unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung mit dem Zeichenapparat auf Millimeterpapier skizziert. Dabei ergab sich eine 60-fache Vergrösserung.

b. Form der Gonaden als Kriterium der Geschlechtsdifferenzierung

In der Gonadenform treten bedeutende Unterschiede qualitativer und quantitativer Art auf. Neben weitgehend differenzierten Hoden und eindeutigen Ovarien finden sich alle Zwischenstufen,

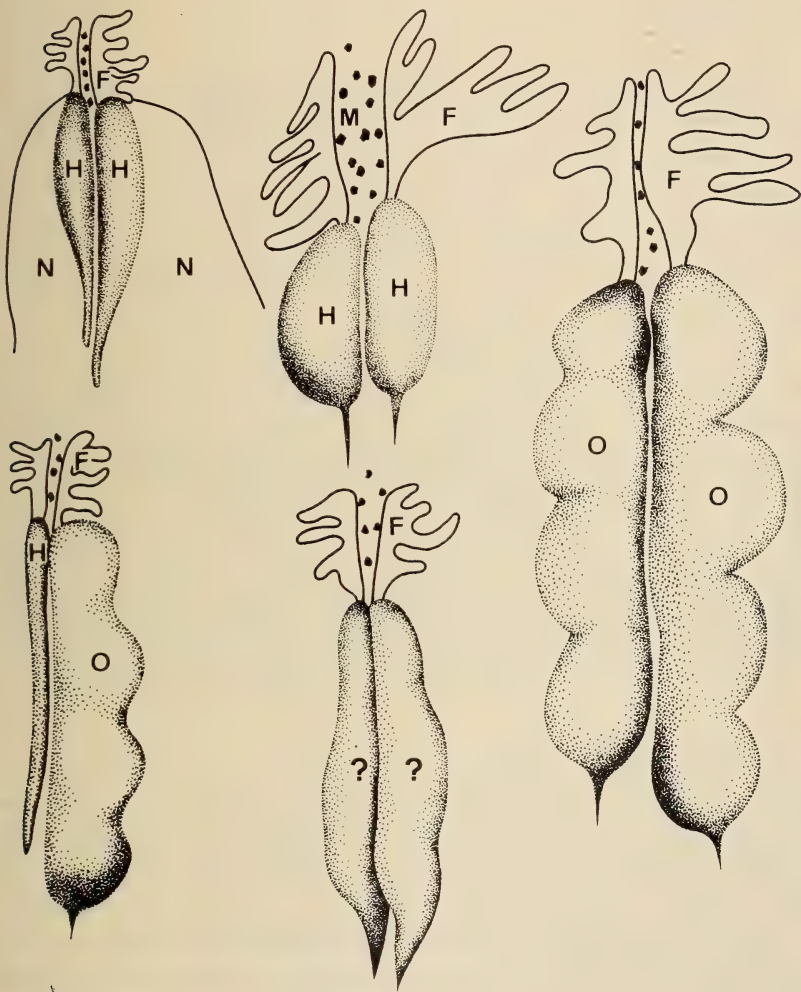


ABB. 1.

Formtypen von Hoden (H) und Ovarien (O) zur Zeit der Metamorphose.
Mit? ist eine nicht eindeutig zu klassifizierende Zwischenform bezeichnet.
M = Melanophoren, F = Fettkörper, N = Niere. Vergrößerung 60×

die meist bei äusserer Ansicht nicht dem einen oder andern Geschlecht zugeordnet werden können. Abb. 1 zeigt eine Auswahl der vorkommenden Formen. In zwei Fällen fand ich „Hermaphroditen“. Eine Gonade war bereits weitgehend zum Hoden umgestaltet, während die andere noch ein Ovar war.

c. Ausmessen

Die auf Millimeterpapier gehaltenen Protokollskizzen der Gonaden wurden planimetriert durch Auszählen der Quadratmillimeter (Genauigkeit $\pm 10 \text{ mm}^2$). Bei dem zu erwartenden Zeichenfehler würde ein genaueres Planimetrieren nur ein scheinbar besseres Ergebnis zeigen. Zudem wird ohnehin statt des Volumens nur die Umrissgrösse berücksichtigt. Volumen und Umriss sind zwar korreliert, doch müssen auf Grund der Formverschiedenheiten Abweichungen in Kauf genommen werden.

Das grosse vorliegende Material verunmöglichte es praktisch, die Geschlechtsunterschiede auf Grund von Schnittserien festzustellen. Unser Vorgehen erscheint aber umso eher gerechtfertigt, als schon WIRSCHI (1914) festgestellt hat, dass kleine Gonaden zur Zeit der Metamorphose als Hoden differenziert sind, grosse aber als Ovarien, die Eifollikel enthalten. Eifollikel konnten häufig auch bei genauerer äusserer, mikroskopischer Inspektion gut erkannt werden. Dass die gewählte Methode eine richtige Information ergibt, zeigt sich in der bimodalen Verteilung für Fundorte, die ihrer Lage entsprechend differenzierte Rassen erwarten lassen.

d. Statistische Auswertung

Nach unsern Voraussetzungen muss sich für differenzierte Rassen eine zweigipflige, für undifferenzierte eine eingipflige Verteilung ergeben. Dies ist, wie Abb. 2 zeigt auch tatsächlich der Fall.

Die beiden Gonaden wurden einzeln berücksichtigt, da sich innerhalb eines Individuums gelegentlich deutliche Unterschiede ergeben. Abb. 1 zeigt ein solches Beispiel.

In Abb. 2 ist bei der undifferenzierten Rasse der Gipfel der Kurve stark nach rechts verschoben. Die Gonaden sind also alle verhältnismässig gross. Sie haben sich alle in der Richtung eines

Ovars entwickelt. Die Männchen haben sich noch nicht differenziert. Die Rückbildung der Ovarien zu Hoden steht also noch bevor.

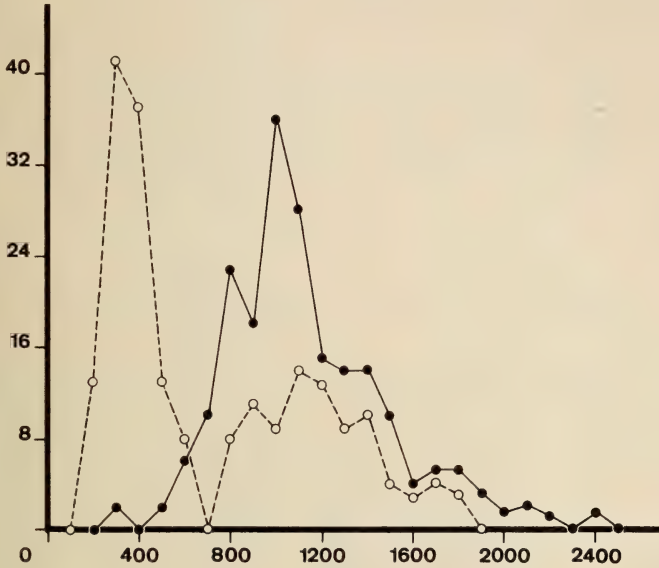


Abb. 2.

Beispiel der Variabilität der Gonadengröße (Abszisse in planimetrischen Masseinheiten) für eine differenzierte Rasse, Gnappetriet, 24 (unterbrochene Kurve) und eine undifferenzierte Rasse, Bruschalp, 32 (ausgezogene Kurve). Ordinate = Gonadenzahl der betreffenden Klassengröße. Kategorien von 100 zu 100 mm².

Die differenzierte Rasse zeigt einen hohen, schlanken Gipfel im Bereich von 300-400 mm², die Männchen darstellend. Im weiblichen Bereich ist, durch die lineare Darstellung bedingt, die Streuung in die Breite bedeutend grösser, sodass sich ein niedriger, flacher Gipfel ergibt. Die Trennung der Gipfel ist deutlich. Also sind zu diesem Zeitpunkt die Männchen bereits von den Weibchen gesondert. Es liegen 56% der Gonaden im männlichen und 44% im weiblichen Bereich. Bei einem erwarteten Geschlechtsverhältnis von 1:1 ergibt der Chi-Quadrat-Test einen Wert von 2,88, also ein Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 5%. Die statistische Sicherung ist also gut.

Eine fiktive Trennung von Männchen und Weibchen, wie wir sie benötigen, um den Grad der Differenzierung festzustellen,

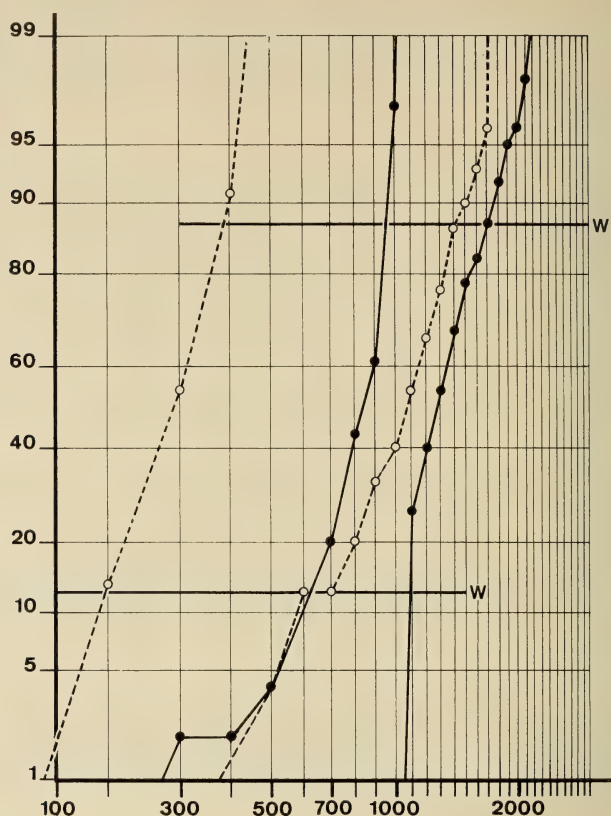


ABB. 3.

Beispiel der Verteilung der Gonadengrösse einer undifferenzierten Rasse, Brüschalp 22 (ausgezogene Kurven) und einer differenzierten Rasse, Gnappetriet 24 (unterbrochene Kurven) in Summendarstellung auf Gauss'schem Wahrscheinlichkeitspapier. Abszisse: logarithmisch in planimetrischen Masseinheiten. Ordinate: prozentuale Verteilung fiktiv nach Hoden und Ovarien getrennt. Horizontale Linien (W): empirische Wahrscheinlichkeitsgrenzen (12,5% und 87,5%).

kann damit erreicht werden, dass willkürlich eine Gonadenserie in zwei gleiche Hälften aufgeteilt wird. Auf Gauss'schem Wahrscheinlichkeitspapier in Summendarstellung aufgetragen und als je 100% angenommen, ergeben sich so zwei getrennte

Kurven, deren Abstand vom Grad der Differenzierung abhängt (Abb. 3). Die Schiefe der Glockenkurve wird dabei durch die Wahl einer logarithmischen Abszisse ausgeglichen. Ein vergleichbares Mass des Differenzierungsgrades ergibt sich aus der Integration der Fläche zwischen den beiden Kurven innerhalb der empirischen Streuungsgrenzen von 12,5% und 87,5%. Je differenzierter die Rasse, desto weiter liegen die Kurven auseinander, desto grösser also die dazwischenliegende Fläche. Diese ausgemessene Fläche dient im folgenden als Kriterium des Differenzierungsgrades einer Rasse.

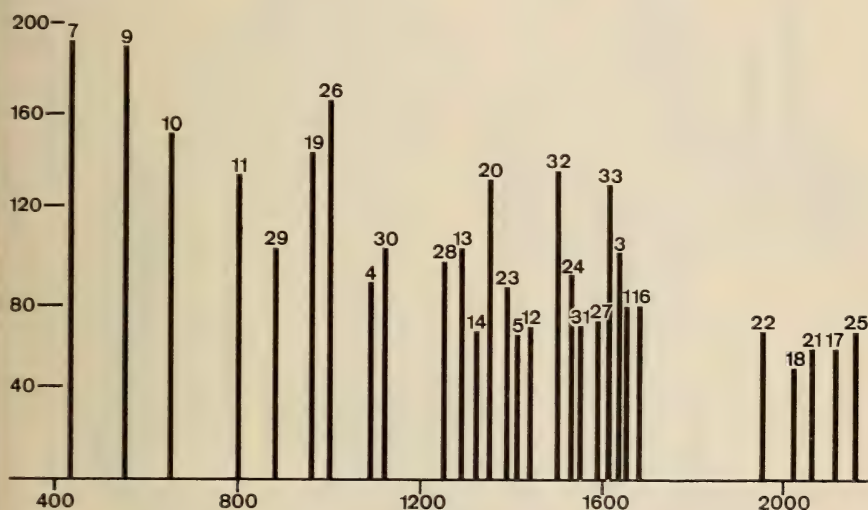


ABB. 4.

Zusammenstellung der Aufzuchtzeiten von der Eiablage bis zur Metamorphose des 100. Tieres. Abszisse = Meereshöhe des entsprechenden Fundortes. Ordinate = Zuchtdauer in Tagen. Am Säulenkopf die Nummer des betreffenden Fundortes (nach Tab. 1 und Abb. 6).

ERGEBNISSE

1. VERGLEICH DER AUFGUCHTGESCHWINDIGKEITEN

a. Abhängigkeit von der Meereshöhe

Aus den Abb. 4 und 5 ist eine deutliche Korrelation zwischen der Meereshöhe eines Fundortes und der Entwicklungsgeschwindig-

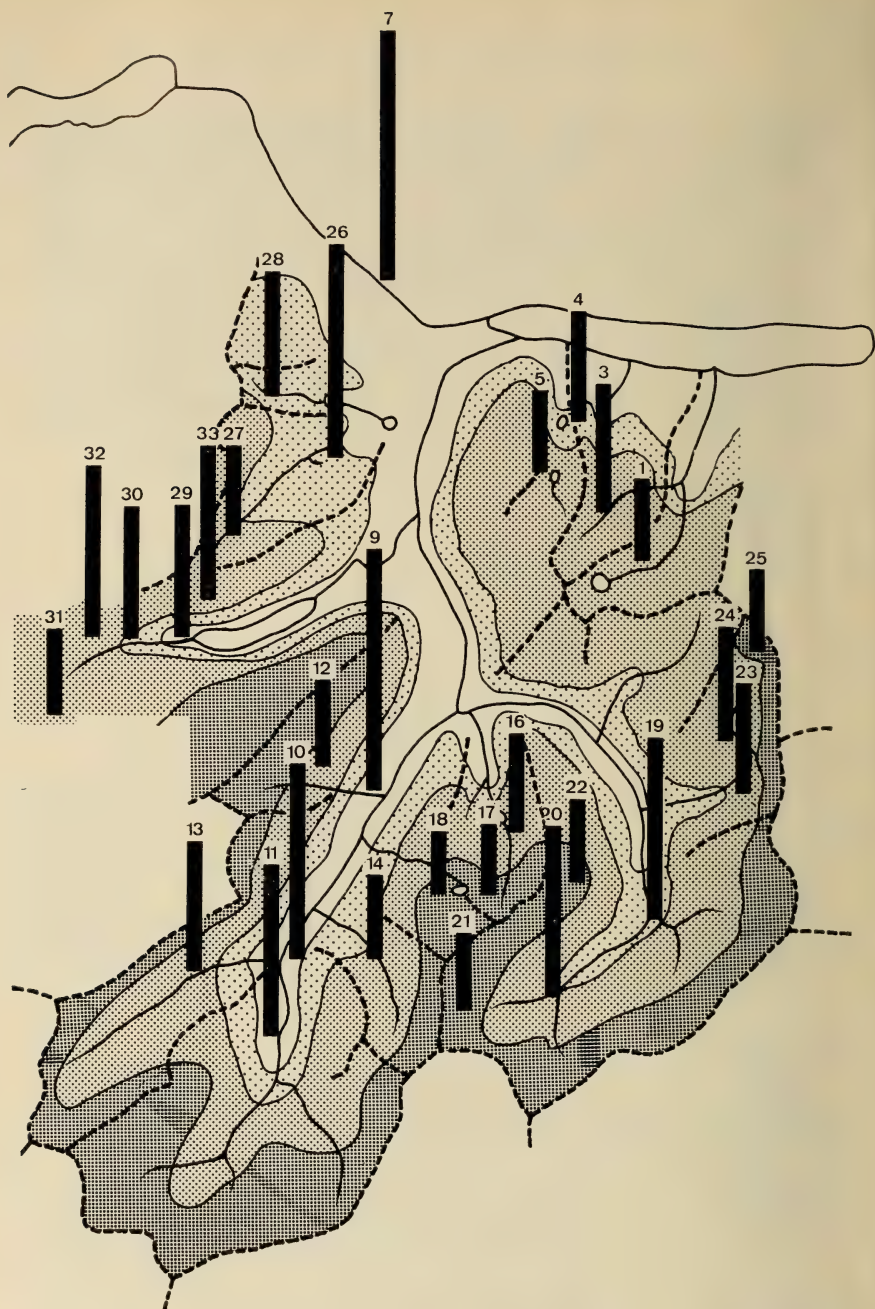


ABB. 5.

Zusammenstellung der Aufzuchtzeiten von der Eiablage bis zur Metamorphose des 100. Tieres nach geographischer Verteilung der Fundplätze. Die Säulenhöhe entspricht der Aufzuchtzeit (10 Tage = 1,7 mm). Die Stärke der Punktierung entspricht den Höhenstufen nach Tab. 2: bis 900 m nicht punktiert, 900-1300 m schwach punktiert, 1300-1800 m mittel punktiert, über 1800 m stark punktiert.

keit ersichtlich. Während es bei den aus der Talsohle (400-600 m Meereshöhe) stammenden Laichen 5 Monate dauert, bis die ersten 100 Tiere in die Metamorphose eingetreten sind, benötigen Serien aus 2000 m Höhe nur 2 Monate, die Abstufung ist mehr oder weniger kontinuierlich. Dabei werden gewisse Schranken nicht überschritten, So weisen beispielsweise unter 1100 m alle Fundorte Entwicklungszeiten von mehr als 100 Tagen auf, während umgekehrt über 1600 m alle unter 100 Tagen liegen. Nach Höhenstufen gegliedert ergeben sich die in Tab. 2 zusammengestellten Durchschnittswerte.

TAB. 2.

Durchschnittliche Labor-Aufzuchtzeiten von der Eiablage bis zur Metamorphose des 100. Tieres einer Serie, gegliedert nach Höhenstufen. H = Höhenlage in m.ü.M. D = durchschnittliche Aufzuchtzeit aller Serien der betreffenden Höhenstufe. M = Serie mit der längsten bzw. kürzesten Entwicklungszeit. S = Anzahl Serien.

H	D	M	S
bis 900 m	153,4 Tage	192/103 Tage	5
900-1300 m	118,4 Tage	166/85 Tage	5
1300-1800 m	88,9 Tage	136/62 Tage	14
über 1800 m	59,0 Tage	64/47 Tage	5

Diese Aufzuchtzeiten stimmen annähernd mit den Entwicklungszeiten im Freien überein. So konnte ich jeweilen kurze Zeit nach den im Zuchtversuch einsetzenden Metamorphosen auch die ersten Jungfrösche im Freien fangen.

Das Entwicklungstempo ist genetisch fixiert und scheint vom Zeitpunkt der Schneeschmelze abhängig zu sein. Diese beginnt an den höchst gelegenen Fundorten in Juli, im Tal dagegen bereits im März oder April. Das erste Zufrieren der Sümpfe erfolgt dagegen auf den Höhen und im Tal ungefähr gleichzeitig, meist Ende September, Anfang Oktober. Da die Vegetationsperiode im Gebirge kurz ist und *Rana temporaria* im larvalen Stadium nicht überwintert, bleibt diesen Tieren nur ca. 2 Monate zum Erreichen der Metamorphose. Dies übt naturgemäss einen starken Selektionsdruck in Richtung der Entwicklungsbeschleunigung aus.

Die Laichablage hängt allein vom Moment des Auftauens der Tümpel ab. Diese liegen alle in Mulden und weisen ähnliche Besonnungsverhältnisse auf. Entscheidend für den Zeitpunkt ist daher das Nachlassen der Nachtfröste im Vorsommer. Dabei spielen die über längere Zeit verteilten Durchschnittstemperaturen die entscheidende Rolle. Als Folge davon wird die Korrelation zur Höhenlage deutlich. So kommt es nur selten vor, dass an einem tiefer gelegenen Fundort später gelaicht wird als weiter oben. Solche „Umkehrungen“ haben nach meinen Beobachtungen die Dauer einer Woche nie überschritten.

Nach dem Gesagten ist es verständlich, dass Schneeschmelze, Entwicklungszeit und Höhe über Meer korreliert sind. Als Regel für den Zeitpunkt der Laichablage kann gelten:

im April unter 900 m
 im Mai bis 1300 m
 im Juni bis 1800 m
 im Juli über 1800 m

Da der Abschluss der Larvalzeit in allen Höhenlagen etwa im September erfolgt, sind mit zunehmender Höhe die Entwicklungszeiten parallel zur verschobenen Laichablage verkürzt. Die Durchschnittszahlen ergeben die in Tab. 3 zusammengestellten Werte.

TAB. 3.

Durchschnittliche Labor-Aufzuchtzeiten von der Eiablage bis zur Metamorphose des 100. Tieres einer Serie, gegliedert nach Laichmonaten. D = Durchschnittliche Aufzuchtzeit aller Serien des betreffenden Laichmonats. M = Serie mit der längsten bzw. kürzesten Entwicklungszeit. A = Anzahl der Serien. Z = Monat der Laichablage.

Z	D	M	A
April	154 Tage (5 Mt.)	192/103 Tage	5
Mai	120 Tage (4 Mt.)	166/63 Tage	10
Juni	88 Tage (3 Mt.)	136/47 Tage	10
Juli	63 Tage (2 Mt.)	78/55 Tage	4

Diese unterschiedlichen Entwicklungszeiten sind genetisch bedingt. Nur so lässt sich erklären, dass sie sich in der Laborzucht gleich manifestieren wie im Freiland.

b. Unabhängigkeit vom hydrographischen Einzugsgebiet

Infolge Wanderbewegungen von Fröschen und Verschleppung von Kaulquappen müsste sich innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes (vergl. Abb. 6 I-IX) ein homogeneres Bild ergeben, als dies den durchschnittlichen Werten jeder Höhenstufe entspräche. Tab. 4 zeigt aber, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit vom hydrographischen Einzugsgebiet unabhängig ist.

TAB. 4.

Durchschnittliche Labor-Aufzuchtzeit in Tagen, gegliedert nach hydrographischen Einzugsgebieten I-IX nach Tab. 1 und Abb. 6. D = Gesamtdurchschnitt der betreffenden Höhenstufe.

	unter 900 m	900-1300 m	1300-1800 m	über 1800 m
D	153,4	118,4	88,9	59,0
I	—	—	86,5	—
II	—	85	62	—
III	192	—	—	—
IV	157	—	76	—
V	—	—	76	51
VI	—	144	132	60
VII	—	—	85	62
VIII	—	135	70	—
IX	103	103	111	—

Da für die Durchschnittsberechnungen der einzelnen Höhenstufen innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes nur 1-3 Serien zur Verfügung standen, sind die zufällig zu erwartenden Abweichungen vom Gesamtdurchschnitt verhältnismässig gross. Unter Berücksichtigung dieser Tatsache erscheinen in Tab. 4 einzig die Werte der hydrographischen Einzugsgebiete Sernftal IV und Klöntal IX auffallend.

Beim Sernftal ist die Zuchtdauer der Serien Aeschen 19 mit 144 Tagen und Wichlenalp 20 mit 132 Tagen verhältnismässig lang. Da Aeschen 19 mit 990 m Meereshöhe nur knapp in die 2. Höhenstufe gehört, kann diese Zahl zufällig sein. In der 1. Höhenstufe würde sie unter dem Durchschnitt von 153,4 liegen. Entsprechend erreicht auch die Säule für Aeschen 19 in Abb. 4 keine auffallende Höhe. Wichlenalp 20 mit 1320 m über Meer liegt ebenfalls an der untern Grenze der zugehörigen Höhenstufe. Ausserdem handelt es sich hier um ein verhältnismässig kleines Vorkommen mit nur wenig Laichen (ca. 20-30), was Zufälligkeiten naturgemäss erleichtert.

Beim hydrographischen Einzugsgebiet Klöntal IX ist der Wert der Serie Klöntal 29 sehr niedrig im Vergleich zum Gesamtdurchschnitt der untersten Höhenstufe. Die Serie stammt aber aus 880 m Höhe, könnte also ebensogut zur 2. Höhenstufe gerechnet werden. Dort erschiene der Wert wesentlich weniger extrem. Ausserdem handelt es sich hier um einen ausgesprochenen Kaltwasserstandort, von dem im nächsten Abschnitt noch die Rede sein wird (S 19). Der zu hohe Durchschnittswert der 3. Höhenstufe liegt vor allem in den beiden hohen Werten Brüschalp 32 mit 135 Tagen und Längenegg 33 mit 131 Tagen begründet. Auf Brüschalp 32 wurden aber nur 3 Laichballen und auf Längenegg 33 nur deren 6 gefunden, sodass diese Werte nicht für eine grosse Population repräsentativ sind und auf zufälligen Abweichungen beruhen können.

Wie Tab. 4, so zeigen auch Abb. 4 und 5 die Unabhängigkeit vom hydrographischen Einzugsgebiet. Eine Abhängigkeit müsste daran ersichtlich sein, dass die Säulen aus gleichen Einzugsgebieten einander ähnlicher wären, als jene entfernterer Standorte. Eine solche Gesetzmässigkeit kann aber nicht festgestellt werden.

c. Abhängigkeit vom Lokalklima

Die Standortstreue von *Rana temporaria* kann dazu führen, dass sich in einzelnen ökologischen Nischen eindeutig abgrenzbare Populationen ausbilden. Als Beispiel dafür darf die Serie Klöntal 29 angesehen werden. Unter den April-Laichern handelt es sich

um die Serie mit der kürzesten Labor-Aufzuchtzeit (nur ca. 65% des übrigen Durchschnitts). Im Herbst findet man dagegen an diesem Standort im Freien noch relativ viele Kaulquappen, welche die Metamorphose nie erreichen und mit dem Einfrieren des Tümpels zu Grunde gehen. Die Population befindet sich an einem ausgesprochenen Kaltwasserstandort in einer ehemaligen Fischbrutanstalt an einem Bergbach. Durch die Entwicklungsverzögerung, auf Grund der Kaltwassereinwirkung während des ganzen Jahres, kommen im Herbst nicht alle Kaulquappen bis zur Metamorphose. Vor dem Bau des Fischteiches laichte hier der Frosch nicht, da der Biotop ungeeignet gewesen sein musste. So steht diese junge Population noch nicht im Gleichgewicht. Die Besiedlung muss von den umliegenden Warmwasserstandorten aus erfolgt sein. Die Selektion hatte offenbar noch zu wenig Zeit, sich voll auszuwirken, so dass Gene, die eine längere Entwicklungszeit bedingen, gelegentlich noch manifest werden können. Die dauernd tiefe Wassertemperatur des Fundplatzes hat zur Folge, dass eine starke Selektionswirkung in Richtung einer Entwicklungsbeschleunigung festzustellen ist. Dies konnte sich bereits innerhalb der wenigen Jahrzehnte, da der Fischweiher besteht, deutlich auswirken. Ich werde die Entwicklung der Population in den nächsten Jahren aufmerksam verfolgen.

Die Serie 29, Klöntal ist die einzige aus ausgesprochen kaltem Wasser. Damit vergleichbar ist einzig noch Serie Tierfehd 11. Eine kalte Quelle bildet hier den Kern des Laichgebietes. Die Randsümpfe aber erwärmen sich im Sommer bedeutend und bilden das Milieu für ein gutes Aufkommen der Brut. Die Abweichung beträgt nur 16% von der durchschnittlichen Labor-Aufzuchtzeit der April-Laicher, was kaum signifikant ist.

Klöntal 29 und Tierfehd 11, als einzige Kaltwasserstandorte aller untersuchten Fundplätze zeigen ausnahmsweise eine deutliche Verschiebung zwischen Metamorphose im Labor und im Freien. Sie beträgt bei Serie Klöntal 29 ca. 4 Wochen und bei Serie Tierfehd 11 ca. 3 Wochen.

Ein Einfluss des Lokalklimas wird nur in diesen Extremfällen deutlich, da die übrigen Laichgewässer klimatisch sehr ähnliche Bedingungen aufweisen. Entscheidend für die genetisch fixierte Dauer der Aufzucht bleibt daher der Zeitpunkt der Frühjahrs-schneeschmelze.

2. MORTALITÄT

TAB. 5.

*Zusammenstellung der Mortalität aller Labor-Aufzuchtserien gegliedert nach Aufzuchtzeiten (A) in Tagen. F = Fundort mit zugehöriger Nr. (nach Tab. 1). H = Höhe über Meer. M = Mortalität in Prozenten der metamorphosierten Tiere. * von den angesetzten Eiern haben nicht 100 Exemplare die Metamorphose erreicht.*

F	H	A	M
18. Engisee	1990	47	1
17. Sunneberg	2090	55	2
21. Wichlenmatt	2040	56	1
25. Schönbühl	2100	62	—
5. Spanneggsee	1420	62	2
14. Durnachtal	1320	63	4
22. Kühboden	1950	64	—
31. Prangel	1550	65	4
12. Oberblegisee	1420	66	3
27. Lachenalp	1560	70	—
1. Murgtal	1630	74	10
16. Garichte	1570	76	—
23. Krauchtal	1390	82	4
4. Talalpsee	1190	85	4
24. Gnappetriet	1530	88	2
28. Schwändital	1250	94	14
3. Mütschenalp	1620	99	5
13. Urnerboden	1300	100	18
30. Richisau	1100	103	10
29. Klöntal	850	103	15
33. Längenegg	1560	131	—
20. Wichlenalp	1330	132	16
11. Tierfehd	790	133	4
32. Brüschalp	1540	136	6
19. Aeschen	960	144	27
10. Linthal	660	151	9
26. Obersee	990	166	34
9. Leuggelbach	560	188	19
7. Benknerriet	420	192	35
8. Gäsi	420	—	38 *
15. Kies	880	—	54 *

Die Korrelation zwischen Entwicklungsgeschwindigkeit und Mortalität ist auffallend. Je kürzer die Aufzuchtdauer ist, desto kleiner ist auch die Mortalität. Diese Tatsache ist zu erwarten, da bereits eine kurze Aufzuchtzeit auf eine erhöhte Vitalität schlies-

sen lässt. In Tab. 6 ist die durchschnittliche Mortalität für vergleichbare Aufzuchtzeiten zusammengestellt.

TAB. 6.

*Durchschnittliche Mortalität (M) in Prozenten der metamorphosierten Tiere, zusammengestellt nach Labor-Aufzuchtzeiten in Monaten (A).
S = Anzahl der Serien.*

A	M	S
unter 2 Monate	1,3	3
2-3 Monate	7,9	12
3-4 Monate	12,4	5
4-5 Monate	10,6	5
über 5 Monate	32,5	6

Da die Aufzuchtgeschwindigkeit von der Höhe abhängt, ergibt sich auch eine Korellation zwischen Meereshöhe und Mortalität (Tab. 7).

TAB. 7.

Durchschnittliche Mortalität (M) in Prozenten der metamorphosierten Tiere, zusammengestellt nach Höhenstufen (H). S = Anzahl der Serien.

H	M	S
unter 900 m	24,9	7
900-1300 m	17,9	6
1300-1800 m	4,1	13
über 1800 m	0,8	6

3. VERGLEICH ZWISCHEN AUFZUCHT- UND FREIFANGSERIEN

Nach der auf Seite 10 diskutierten Methode ergeben sich für die 13 verschiedenen Freifangserien, die zum Vergleich zur Verfügung stehen, die in Tab. 8 zusammengestellten Abweichungen von den entsprechenden Labor-Aufzuchtserien.

TAB. 8.

Vergleich aller 13 Freifangserien (F) mit den Labor-Aufzuchten (A) des entsprechenden Fundortes (O) im Bezug auf den Differenzierungsgrad in Einheiten (S 12). D = Differenz Aufzucht-Freifang.

O	A	F	D
1. Murgtal	30,8	29,6	+ 1,2
4. Talalpsee	27,5	20,3	+ 7,2
9. Leuggelbach	27,2	27,1	+ 0,1
11. Tierfehd	33,1	28,8	+ 4,3
12. Oberblegisee	24,8	19,6	+ 5,2
13. Urnerboden	27,6	19,4	+ 8,2
14. Durnachtal	23,6	26,8	— 3,2
16. Garichte	26,3	25,2	+ 1,1
18. Engisee	32,6	30,0	+ 2,6
19. Aeschen	29,5	27,5	+ 2,0
20. Wichlenalp	27,1	23,6	+ 3,5
24. Gnappetriet	41,2	31,6	+ 9,6
28. Schwändital	32,8	28,7	+ 4,1
Durchschnitt			+ 3,5

Auffallend ist der durchwegs geringere Differenzierungsgrad der Freifangserien, im Durchschnitt 3,5 Einheiten, mit der einzigen Ausnahme des Fundplatzes Durnachtal. Die Einheiten entsprechen dem Flächenintegral zwischen der Kurve der männlichen und der weiblichen Tiere in der Gauss'schen Summendarstellung (Abb. 3). Beim gewählten Massstab sind es cm². Deutliche Abweichungen von mehr als 5 Einheiten weisen aber nur die Fundplätze Talalpsee 4 (7,2 Einheiten), Oberblegisee 12 (5,2), Urnerboden 13 (8,2) und Gnappetriet 24 (9,6) auf. Alle andern sind nur unwesentlich weniger differenziert als die entsprechenden Aufzuchtserien.

Es bestehen zwei mögliche Erklärungen für die als signifikant zu betrachtenden Abweichungen. Entweder beruhen sie auf exogenen Ursachen (Temperatureinflüsse, Belichtungsverhältnisse, Unterschiede im Nahrungsangebot, etc.), oder dann sind es populationsendogene Faktoren (gegenseitige stoffliche Beeinflussung). Keiner der exogenen Faktoren erklärt die Unterschiede in den

Abweichungen von einem Fundort zum andern genügend. Die Vergleichsbasis der standardisierten Zuchten darf als äquivalent gelten, abgesehen vom Eimaterial, das ev. umweltbedingt verschieden sein könnte. Doch ergaben sich keine Anhaltspunkte für diese Annahme. Dagegen stammen die 4 Serien deren Abweichungen mehr als 5 Einheiten betragen von denjenigen 4 Fundorten, welche die grösste Populationsdichte aufweisen. Diese Tatsache deutet auf gegenseitige stoffliche Beeinflussung hin. Der grosse Populationsdruck führt zum Absterben vieler Tiere (Nahrungsmangel, mechanische Verletzungen etc.). Die Leichen werden von den überlebenden Individuen aufgefressen. Damit kommen auch hormonale Zellprodukte von Hypophysen, Schilddrüsen und Gonaden in den Stoffwechsel der Kannibalen. So ergäbe sich die Möglichkeit eines hormonalen „Ausgleichs“, der durch Aufnahme von Ausscheidungsprodukten anderer Individuen noch verstärkt werden könnte. Je niedriger das Nahrungsangebot an Orten mit grosser Populationsdichte, desto stärker der Kannibalismus, desto grösser auch der hormonale „Ausgleich“ und desto undifferenzierter erscheint demzufolge die Population. Deshalb weisen Fundorte mit starker Verschlämmung, also mit genügendem Nahrungsangebot, nur kleine Abweichungen zwischen Freifang- und Labor-Aufzuchtserien auf. Beispiele: Murgtal 1 (1,2 Einheiten), Leuggelbach 9 (0,1), Durnachtal 14 (—3,2), Garichte 16 (1,1), Engisee 18 (2,6) und Aeschen 19 (2,0). Da die Aufzucht individuell erfolgt, wird verständlich, dass der Grad der Differenzierung bei den Aufzuchten grösser ist als bei den Freifängen, wo auch geschlechtsfremde Partner gefressen werden.

Grundsätzlich sind die Ergebnisse der Freifangserien die gleichen wie jene der Labor-Aufzuchtserien, da ein allfälliger hormonaler „Ausgleich“ nur teilweise erfolgen könnte und weit hinter der individuellen Hormonwirkung zurückbliebe. Im einzeln aufgezogenen Individuum wird der Erbeinfluss deutlicher sichtbar als in der Population mit dauernder, gegenseitiger stofflicher Beeinflussung. So treten die Unterschiede in den Aufzuchtserien deutlicher in Erscheinung als bei den Freifängen. Darum werden nur Laborzuchten zur Klassifizierung der verschiedenen „Rassenkreise“ herangezogen. Dies hatte ausserdem den Vorteil, dass mehr Fundplätze verglichen werden konnten, da ja Metamorphosestadien im Freien nur an Orten mit grosser Populations-

dichte in genügender Zahl gefangen werden konnten. Dagegen kann man Laich leicht auch an Orten finden, wo *Rana temporaria* verhältnismässig selten ist.

Da keine grundsätzlichen Unterschiede im Vergleich von Labor-Aufzuchten und Freifangserien auftreten, darf angenommen werden, dass der Differenzierungsgrad in erster Linie genetisch bedingt ist.

4. VERTEILUNG DER VERSCHIEDENEN MISCHRASSEN

Die nach der auf Seite 10 beschriebenen Methode berechneten Differenzierungsgrade sind in Abb. 6 graphisch zusammengefasst.

a. Abhängigkeit von der Meereshöhe

Eine solche besteht nur insofern, als für die beiden Fangplätze der Linthebene, Benknerriet 7 und Gäsi 8, und jenen am Zürichsee, Altendorf 6, eindeutig undifferenzierte Rassen nachgewiesen sind. Innerhalb des eigentlichen Glarnerlandes besteht dagegen keine Relation zwischen Meereshöhe und Differenzierungsgrad (Tab. 9).

TAB. 9.

*Durchschnittlicher Differenzierungsgrad (D)
in Einheiten (S 12) zusammengestellt nach Höhenstufen (H).*

H	D
unter 900 m	26,0
900-1300 m	34,5
1300-1800 m	29,6
über 1800 m	23,9

Die Klimaabhängigkeit, wie sie WITSCHI für den europäischen Raum nachgewiesen hat (Gebirgs- und Nordrassen differenziert, Flachland- und Südrassen undifferenziert), wirkt sich im kleinen Raum des Glarnerlandes kaum aus. Dies trotz den grossen Verschiedenheiten in den Vegetationszeiten (2-5 Monate), bedingt durch die unterschiedliche Höhenlage. Scheinbar ist die ausglei-

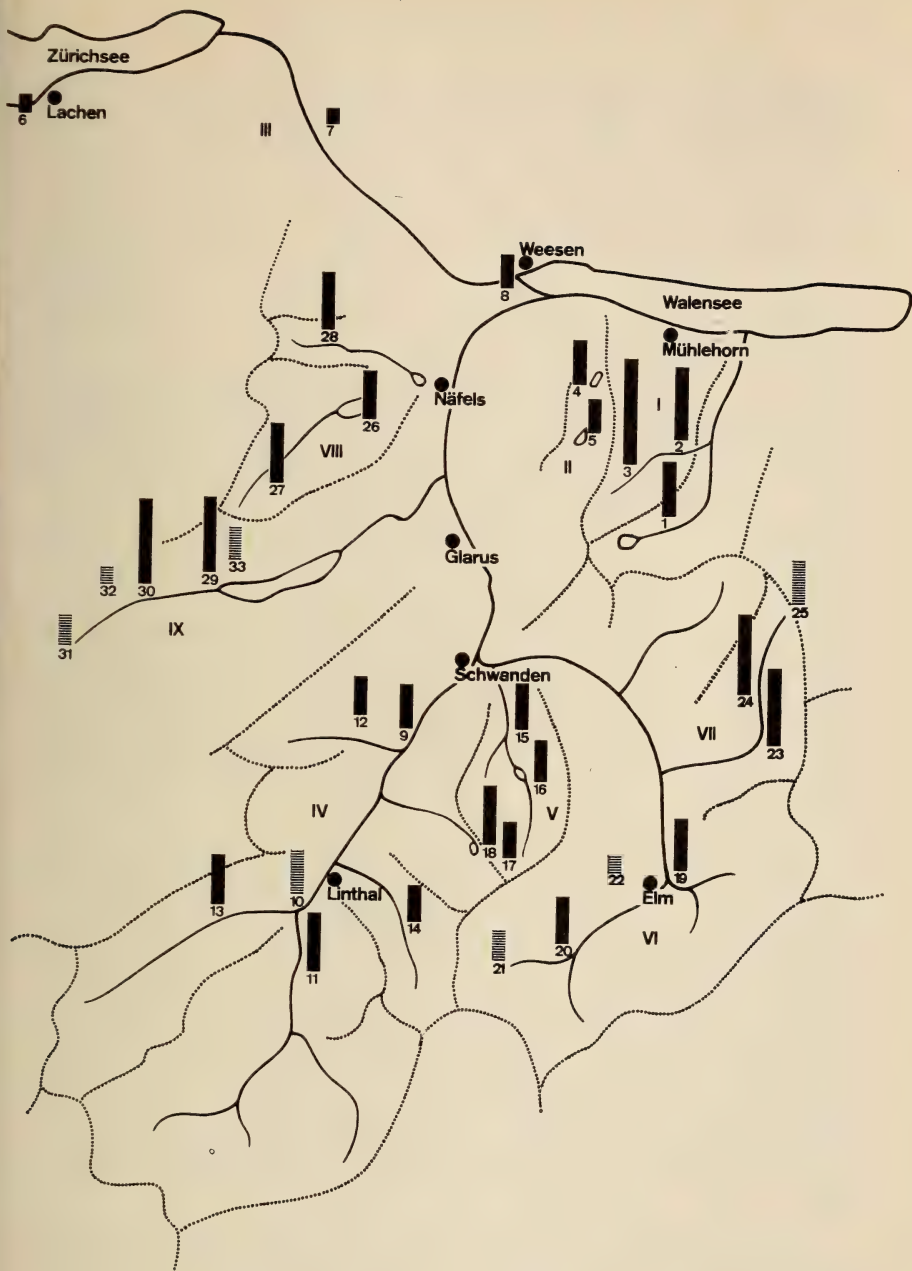


ABB. 6.

Graphische Darstellung des Differenzierungsgrades aller Aufzuchtserien in geographischer Verteilung. Die Säulenhöhe entspricht dem Differenzierungsgrad in Einheiten (S 12). 1 Einheit = $\frac{1}{4}$ mm, gekürzt um die ersten 10 Einheiten. 1-33 = Nr. des Fundortes nach Tab. 1. I-IX = Rassenkreise. = Wasserscheiden. Unterbrochene Säulen = Fundplätze mit weniger als 10 Laichballen.

chende Wirkung der Genverschleppung im kleinen Raum so stark, dass eine eventuelle Selektionswirkung nicht deutlich in Erscheinung treten kann.

b. Abhängigkeit vom Einzugsgebiet

Um ein zuverlässiges Bild zu erhalten, dürfen nur Fundplätze verglichen werden, in denen *Rana temporaria* häufig ist. Die folgenden Vergleichszahlen (Tab. 10) berücksichtigen deshalb einzig jene Orte, wo ich im Frühjahr 1963 mehr als 10 Laichballen finden konnte. Diese Abgrenzung ist nur scheinbar zufällig. In Wirklichkeit ist die Grenze deutlich dadurch gekennzeichnet, dass ich nur 2 Plätze (Wichlenalp 20 und Sunneberg 17) mit 10-50 Laichballen feststellte. Sonst fand ich entweder nur einzelne Ballen, oder dann waren es meist Hunderte. In Abb. 6 sind jene Plätze mit weniger als 10 Laichballen durch eine punktierte Säule gekennzeichnet. Es sind dies: Linthal 10, Wichlenmatt 21, Kühboden 22, Schönbühl 25, Pragel 31, Brüschalp 32 und Längenegg 33. Der Rest gliedert sich deutlich in 9 verschiedene Rassenkreise, die mit 9 hydrographischen Einzugsgebieten zusammenfallen, welche durch Wasserscheiden voneinander deutlich getrennt sind (Abb. 6 und Tab. 10).

I. Rassenkreis: Murgtal. Deutlich differenzierter Rassenkreis, der aber recht inhomogen ist. Durch Abtrennen, des durch eine Wasserscheide von den übrigen Laichplätzen getrennten Murgtals 1, würde der Durchschnitt 44,6 Einheiten betragen und die Abweichungen würden auf $\pm 6,5$ Einheiten sinken. Diese sind immer noch gross, können aber verstanden werden, wenn man berücksichtigt, dass es sich bei der Serie Gspon 2 in Ermangelung einer Labor-Aufzuchtserie um eine Freifangserie handelt. Mürtschenalp 3 dagegen ist eine Aufzuchtserie. Freifangserien zeigen, wie in Tab. 8 zusammengestellt, normalerweise niedrigere Werte als Aufzuchtserien.

II. Rassengruppe: Talalpsee. Eine schwach differenzierte, gut isolierte Rassengruppe, die keine Ueberschneidungen mit angrenzenden Rassengruppen zeigt. Die Wasserscheide zum angrenzenden Rassenkreis Murgtal I wäre zwar für *Rana temporaria* kein grosses Hindernis (1840 m). Die Standorttreue verhindert aber scheinbar

eine bedeutende Vermischung durch Wanderbewegungen. Dagegen ist eine passive Verschleppung talabwärts zum Walensee möglich, wenn auch nur aus einzelnen kleinen Laichplätzen. Der Talalpsee 4 mit seiner ausserordentlich zahlreichen Froschpopulation hat nur einen unterirdischen Abfluss, sodass wohl keine Kaulquappen lebend verfrachtet werden.

TAB. 10.

Zusammenstellung des durchschnittlichen Differenzierungsgrades (Du) in Einheiten (S 12) aller Fundorte (F) mit genügender Populationsgrösse, gegliedert nach Rassenkreisen (R I-IX). Di = Differenzierungsgrad der einzelnen Serie. M = Maximale Abweichungen vom mittleren Differenzierungsgrad des Rassenkreises.

R	F	Di	Du	M
I. Murgtal	Murgtal 1	30,8		
	Gspon 2	38,1		
II. Talalpsee	Mürtschenalp 3	51,0	40,4	— 9,2/+ 11,0
	Talalpsee 4	27,5		
	Spanneggsee 5	23,5	25,5	— 2,0/+ 2,0
III. Linthebene	Altendorf 6	16,4		
	Benknerriet 7	16,8		
	Gäsi 8	22,7	18,6	— 2,2/+ 4,1
IV. Grosstal	Leuggelbach 9	27,2		
	Tierfeld 11	33,1		
	Oberblegisee 12	24,8		
	Urnerboden 13	27,6		
	Durnachtal 14	23,6	27,3	— 3,7/+ 5,8
V. Kärpfgebiet	Kies 15	27,6		
	Garichte 16	26,3		
	Sunneberg 17	24,3		
	Engisee 18	32,6	27,7	— 3,4/+ 4,9
VI. Sernftal	Aeschen 19	29,5		
	Wichlenalp 20	27,1	28,3	— 1,2/+ 1,2
VII. Krauchtal	Krauchtal 23	39,8		
	Gnappetriet 24	41,2	40,5	— 0,7/+ 0,7
VIII. Obersee	Obersee 26	28,4		
	Lachenalp 27	32,8		
	Schwändital 28	32,0	34,4	— 2,4/+ 4,0
IX. Klöntal	Klöntal 29	38,5		
	Richisau 30	43,5	41,0	— 2,5/+ 2,5

III. Rassengruppe: Linthebene. Diese Rassengruppe ist besonders deutlich von allen andern getrennt. Keiner der drei Werte überschneidet sich mit einem der andern 8 Rassenkreise. Wir haben es hier mit sehr wenig differenzierten Serien zu tun. Allerdings scheint beim Fundort Gäsi 8 mit dem für die Linthebene relativ hohen Wert von 22,7 Einheiten ein Einfluss der höher gelegenen Gebiete des Glarnerlandes feststellbar. Es ist auch sehr gut denkbar, dass Kaulquappen durch die Linth lebend bis in den Walensee gelangen.

IV. Rassengruppe: Grosstal. Eine schwach bis mittel differenzierte Rassengruppe, die relativ inhomogen ist. Sie umfasst das grösste Einzugsgebiet aller 9 Rassengruppen. Oberblegisee 12 könnte man auch als alleinstehende Rassengruppe betrachten, da *Rana temporaria* hier in einem See mit unterirdischem Abfluss laicht. Beim Durnachtal 14 handelt es sich um ein Seitental des Grosstals, das topographisch verhältnismässig gut isoliert ist, und dessen Abfluss, ein Wildbach, wohl ebenfalls wenig Kaulquappen lebend verfrachtet. Eine Ausklammerung dieser beiden Serien würde für den restlichen Rassenkreis ein bedeutend einheitlicheres Bild ergeben (Durchschnitt 29,3; maximale Abweichungen $-2,1/+3,8$).

Ueberschneidungen des Rassenkreises Grosstal kommen vor mit den Rassengruppen Talalpsee II, Sernftal VI, Kärfpgebiet V und Murgtal I. Die Ueberschneidungen mit den Rassengruppen I und II sind sicher zufällig, da es sich um topographisch weit entfernte Gebiete handelt und zum Grosstal keine direkte Kommunikation besteht. Dagegen ist es wahrscheinlich, dass eine direkte Beziehung zwischen Kärfpgebiet V und Grosstal IV einerseits und zwischen Kärfpgebiet V und Sernftal VI andererseits besteht. Das Kärfpmassiv V liegt erhöht zwischen den beiden andern Gebieten. Da die Populationsdichte im Kärfpgebiet V besonders gross ist, wohl die grösste im Glarnerland überhaupt, kann eine aktive oder passive Abwanderung in die westlich und östlich dieses Gebiet begrenzenden Täler als wahrscheinlich angenommen werden. Die Durchschnittszahlen dieser 3 Rassengruppen (27,3; 27,7 und 28,3) weichen nur zufällig voneinander ab. Eine Zusammenfassung als Grossrassengruppe Glarner Hinterland wäre möglich.

V. Rassengruppe: Kärpfgebiet. Eine mässig differenzierte Rassengruppe, die wie schon erwähnt zwischen den Rassengruppen Grossstal IV und Sernftal VI vermittelt.

VI. Rassengruppe: Sernftal. Hier handelt es sich ebenfalls um eine mässig differenzierte Rassengruppe, die durchaus mit dem Grosstal IV vergleichbar ist, von diesem aber topographisch deutlich getrennt ist.

VII. Rassengruppe: Krauchtal. Eine Rassengruppe mit kleinem Einzugsgebiet, die topographisch aber gut isoliert und deshalb auch genetisch einheitlich und abgeschlossen ist. Sie weist einen hohen Differenzierungsgrad auf. Die Ueberschneidungen mit den Rassengruppen Klöntal IX und Murgtal I sind zufällig, da keine direkten Kommunikationsmöglichkeiten bestehen.

VIII. Rassengruppe: Obersee. Eine mässig differenzierte Rassengruppe, deren Werte sich nicht mit jenen angrenzender Gebiete überschneiden. Die vorkommenden Ueberschneidungen mit einzelnen Serie betreffen nur solche Rassenkreise, zu denen keine direkten topographischen Verbindungen bestehen, so dass Vermischung ausgeschlossen und die Aehnlichkeit zufällig ist.

IX. Rassengruppe: Klöntal. Eine stark differenzierte Rassengruppe, die sich wiederum mit keinen Serien angrenzender Gebiete überschneidet. Wanderbewegungen zwischen Oberseetal VIII und Klöntal IX wären allerdings möglich, da die dazwischen liegende Wasserscheide von nur 1800 m von *Rana temporaria* leicht überschritten werden könnte. Die aber trotzdem deutlich getrennten Rassengruppen zeigen einmal mehr die Standorttreue des Frosches.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass der Grad der Differenzierung in sehr hohen Masse vom Einzugsgebiet abhängt. Innerhalb des gleichen hydrographischen Einzugsgebietes nimmt der Differenzierungsgrad talabwärts im allgemeinen leicht ab. Diese Abnahme ist dort besonders schwach, wo die Kommunikationsmöglichkeiten gut sind, das heisst, dort wo die Verschleppung von Kaulquappen durch einen ruhigen Bergbach leicht geschieht. Dies führt zur Angleichung des Differenzierungsgrades der tiefer gelegenen Laichplätze an die höhern. Die Verschleppung ist eindeutig talabwärts gerichtet. Scheinbar wirkt die Standorttreue von *Rana temporaria* jeder anders gerichte-

ten Vermischungstendenz entgegen, da dabei aktive Wanderung vorausgesetzt werden müsste. *Rana temporaria* legt zwar im Laufe eines Sommers relativ weite Strecken zurück, kehrt aber im allgemeinen zur Laichzeit wieder ans gleiche Gewässer zurück (Heusser 1956). So fand ich am Matzenstock und am Gandstock in rund 1900 m Höhe (250 m höher als der letztgelegene Laichplatz Garichte 16) im Spätsommer mehrere Frösche im Heidelbeerestrüpp. Die Tatsache, dass *Rana temporaria* im schmelzenden Schnee laicht, an Orten wo vor wenigen Jahren drainiert wurde (Richisau 30), wie auf S 8 ausgeführt wurde, zeigt die Standorttreue ebenfalls.

c. Unabhängigkeit vom Lokalklima

Eine Abhängigkeit vom Lokalklima (Kaltwasserstandorte, warme Sümpfe etc.) wird nirgends deutlich. Auch hier zeigt es sich wieder, dass im Gegensatz zur Aufzuchtgeschwindigkeit der Selektionsdruck — sofern überhaupt ein solcher angenommen werden muss — sich nicht unmittelbar auswirkt. Ein direkter Selektionsvorteil der differenzierten Rasse im kalten Wasser wäre nur schwer zu verstehen.

d. Isolationswirkungen

Kleinpopulationen sind naturgemäss genetisch stärker isoliert. Durch Zufall können grosse Abweichungen von der zugehörigen Rassengruppe vorkommen. Diese sind aber nicht repräsentativ. Besonders deutlich treten sie bei den Serien Prigel 31, Brüschalp 32 und Längenegg 33 des Rassenkreises Klöntal IX in Erscheinung. Diese 3 Serien weisen im Vergleich zum zugehörigen Rassenkreis durchwegs einen viel zu niedrigen Differenzierungsgrad auf. Die Zahl der gefundenen Laichballen ist an allen 3 Orten aber sehr klein (Prigel 31 nur 8, Brüschalp 32 3, Längenegg 33 6). Nicht auffallend ist die Abweichung beim Fundort Linthal 10 (6 Laichballen), Kühboden 22 (5) und Schönbühl 25 (3) weichen dagegen ebenfalls deutlich in der Richtung eines abnorm schwachen Differenzierungsgrades vom zugehörigen Rassenkreis ab.

In Seen mit unterirdischen Abflüssen ist die Verschleppung von Kaulquappen sozusagen unmöglich. So ist es verständlich,

dass die Rassengruppen Talalpsee II, Obersee VIII und Klöntal IX (Stausee) recht gut isoliert sind. Auch der Oberblegisee 12 hat einen unterirdischen Abfluss. Der Differenzierungsgrad ist aber hier „zufälligerweise“ gleich wie in Leuggelbach 9, wohin sich der See schliesslich entwässert.

DISKUSSION

PFLÜGER hat schon 1882 58 Jungfrösche im Alter von einem Jahr aus dem Raume Glarus in bezug auf das Geschlechtsverhältnis untersucht und dabei auf 3 weiblich differenzierte Tiere 1 Männchen erhalten. Wenn auch infolge der Kleinheit der Versuchszahl diese Untersuchungsergebnisse nicht überschätzt werden dürfen, so stimmen sie doch mit meinen Funden weitgehend überein. Bei beiden Untersuchungen hat es sich gezeigt, dass wir uns im Glarnerland in einem Gebiet mit weitgehend undifferenzierten Rassen befinden. Die Feststellung WITSCHIS (1922), dass die Zugehörigkeit zur differenzierten bzw. undifferenzierten Rasse genetisch bedingt ist, konnte in unsern Versuchen ebenfalls bestätigt werden. Nur so können sowohl die Kreuzungsversuche WITSCHIS, wie auch unsere Aufzuchtversuche und die gefundene Verteilung nach hydrographischen Einzugsgebieten verstanden werden. WITSCHI hat auf Grund von Schnittserien das Vorhandensein von Eifollikeln festgestellt und danach weibliche und männliche Tiere klassifiziert. Die statistische Auswertung auf Grund der Gonadengrösse, wie wir sie uns zum Ziel gesetzt haben, hat sich ebenfalls als gangbarer Weg erwiesen. In grossen Zügen decken sich deshalb die Ergebnisse WITSCHIS mit unsern. Im einzelnen allerdings hat sich zudem gezeigt, dass das Gebirgsklima nicht sichtbar zugunsten der differenzierten Rasse selektioniert. Die geographische Verteilung scheint andere Ursachen zu haben. Vielleicht handelt es sich bei den differenzierten Rassen unseres Untersuchungsgebietes um Eiszeitrelikte.

Im Gegensatz zur Geschlechtsdifferenzierung, bei der eine Beziehung zur Meereshöhe innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes nicht nachgewiesen werden konnte, zeigen die Entwicklungsgeschwindigkeiten der Larven bis zur Erreichung der Metamorphose eine strenge Relation zur Meereshöhe. Hier liegt das Ergebnis der Selektionswirkung der Verkürzung der Vegetationsperiode mit zunehmender Meereshöhe vor.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Im Kanton Glarus (Schweiz) und einigen angrenzenden Gebieten wurden 33 Laichplätze von *Rana temporaria* in bezug auf den relativen Grad der Geschlechtsdifferenzierung untersucht. Dabei standen total 16 Freifang- und 49 Labor-Aufzuchtserien mit je 100 Individuen zur Verfügung. Als Kriterium für den Grad der Geschlechtsdifferenzierung wurden die planimetrisch bestimmten Gonadengrößen zur Zeit der Metamorphose verwendet.
2. Parallel dazu wurden unter standardisierten Bedingungen die Aufzuchtgeschwindigkeiten der verschiedenen Standorte bestimmt. Diese decken sich weitgehend mit den Entwicklungsgeschwindigkeiten im Freien. Sie sind genetisch bedingt.
3. Mit zunehmender Höhenlage des Fundplatzes wird die Aufzuchtdauer kürzer. Sie ist positiv korreliert mit der Dauer der Vegetationsperiode am betreffenden Standort.
4. Der Grad der Geschlechtsdifferenzierung ist bei Freifängen und Labor-Aufzuchtserien ähnlich. Er ist ebenfalls genetisch bedingt. Deshalb ist er innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes gleich. In diesem kleinen Raum ist er unabhängig von der Höhenlage.
5. Die Freifänge weisen einen etwas niedrigeren Differenzierungsgrad auf als die Aufzuchten. Dies wird als Folge gegenseitiger Beeinflussung (Aufnahme von Ausscheidungsprodukten geschlechtsfremder Tiere und hormonaler Ausgleich durch Kannibalismus) gedeutet.
6. Wegen der Standorttreue von *Rana temporaria* wirken Wasserscheiden als Rassengrenzen.
7. Eine Angleichung der tiefer liegenden Laichplätze an die höhern innerhalb eines hydrographischen Einzugsgebietes ist nachgewiesen. Dies scheint eine Folge der passiven Verschleppung von Kaulquappen zu sein.

SUMMARY

1. Thirty-three populations of *Rana temporaria* from different drainage areas and from altitudes of 410-2100 m (Canton of

Glarus, Switzerland) have been studied with respect to the relative degree of sex differentiation and the duration of metamorphosis. 100 individuals from each spawning place were studied.

2. Development in the wild was compared with development under laboratory conditions.
3. For each locality a characteristic degree of sex differentiation was found. Gonad size served as the criterion for distinguishing differentiated from non-differentiated races. These developmental characteristics are genetically determined and characteristic for a given habitat or drainage area.
4. Duration of development from the egg to metamorphosis is closely correlated with the vegetation period at the spawning place; it varies from 2 months (in samples from 2000 m) to 5 months (in samples from 400-600 m).
5. The possible role of migration and of passive displacement on the geographical distribution of the different genotypes is discussed.

RÉSUMÉ

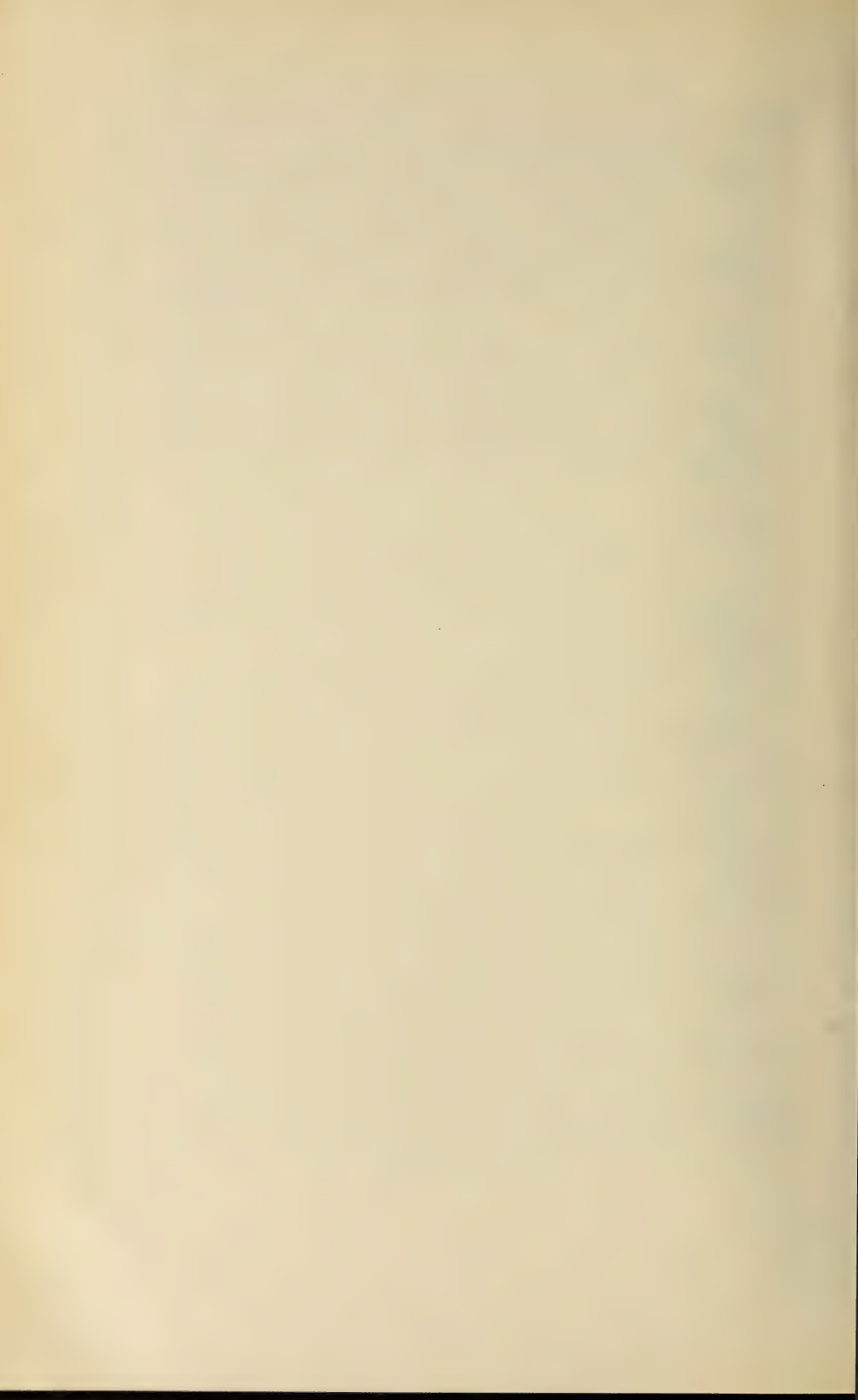
1. Dans le canton de Glaris 33 populations différentes de *Rana temporaria* ont été étudiées en ce qui concerne la différenciation du sexe ainsi que la durée de l'intervalle entre l'éclosion et la métamorphose. Ces populations provenaient de milieux hydrographiques différents et d'altitudes variant entre 410 et 2100 m. Un échantillon de 100 individus par population a été examiné.
2. Les observations ont été vérifiées en comparant le développement des élevages standardisés dans le laboratoire avec celui des individus restés dans leur habitat naturel.
3. Pour chaque localité la différenciation du sexe a fourni un degré caractéristique. La distinction entre races différenciées et non-différenciées a été basée sur les dimensions des gonades au moment de la métamorphose. Ces caractères sont génétiquement déterminés et typiques pour chaque habitat et pour chaque milieu hydrographique.

4. La période entre l'éclosion et la métamorphose est étroitement liée à la période de végétation de l'endroit où a eu lieu la ponte. Elle varie entre 2 mois (populations provenant de 2000 m) et 5 mois (populations provenant de 400-600 m).
5. L'auteur discute le rôle possible des phénomènes de migration et de dissémination passive en ce qui concerne la répartition géographique des génotypes différents.

LITERATURVERZEICHNIS

- HEUSSER, H. 1956. *Biotopansprüche und Verhalten gegenüber natürlichen und künstlichen Umweltsveränderungen bei einheimischen Amphibien*. Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich. 101.
- 1961. *Die Bedeutung der äusseren Situation im Verhalten einiger Amphibienarten*. Rev. suisse Zool. 68: 1-39.
- 1964. *Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte Bufo bufo L.* Mitteil. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 28.
- HODLER, F. 1958. *Untersuchungen über den Crowd-Effekt an Kaulquappen von Rana temporaria L.* Rev. suisse Zool. 65: 350-359.
- 1958. *Untersuchungen über den Crowding-Effekt an Kaulquappen von Rana temporaria L.* (unveröffentlicht).
- PFLÜGER, E. 1882. *Über geschlechtsbestimmende Ursachen und Geschlechtsverhältnisse bei Fröschen*. Arch. f. ges. physiol. 29.
- REICH, T. 1964. *Idee und Praxis der medizinischen Statistik*. Huber, Bern: 159.
- SAVAGE, R. M. 1961. *The Ecology and Life History of the Common Frog*. Pitman, London: 219.
- WITSCHI, E. 1913. *Über Geschlechtsdifferenzierung bei Rana temporaria*. Sitzungsber. Ges. Morph. Physiol. München: 1-10.
- 1914. *Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana temporaria*. Arch. mikroskop. Anat. 86: 9-113.
- 1914. *Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen*. Arch. mikroskop. Anat. 86: 1-49.
- 1921. *Der Hermaphroditismus der Frösche*. Roux' Arch. Entwicklungsmech. 49: 316-358.
- 1922. *Vererbung und Zytologie des Geschlechts nach Untersuchungen an Fröschen*. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb. lehre 19: 31-68.
- 1923. *Ergebnisse der neuern Arbeiten über die Geschlechtsprobleme bei Amphibien*. Zeitschr. indukt. Abst. u. Vererb. lehre 31: 287-312.

- WITSCHI, E. 1923. *Über geographische Variation und Artbildung*. Rev. suisse Zool. 30: 457-469.
- 1924. *Die Entwicklung der Keimzellen der Rana temporaria*. Zeitschr. Zellen u. Gewebelehre 1: 523-561.
- 1924. *Die Beweise für die Umwandlung weiblicher Jungfrösche in männliche nach uteriner Überreife der Eier*. Roux' Arch. Entwicklungsmech. 102: 168-183.
- 1925. *Studien über Geschlechtsumkehr und sekundäre Geschlechtsmerkmale bei Amphibien*. Arch. J. Klaus-Stift. Zürich 1: 127-179.
- 1927. *Testis grafting in tadpoles of Rana temporaria and its bearing on the hormone theorie of sex determination*. Jour. Exp. Zool. 47: 270-294.
- 1929. *Studies on sex differentiation and sex determination in amphibians*. Jour. Exp. Zool. 52: 263-280. 54: 158-214-56: 150-165. 58: 113-135.
-



Un Néodiplostome
(Trematoda: Diplostomatidae)
chez le Tamarin
Leontocebus nigricollis (Spix)

par

Georges DUBOIS

Avec 3 figures dans le texte.

Environ 500 *Leontocebus nigricollis* (Spix) = *Tamarinus nigricollis* (Spix) [Platyrrhinia: Callitrichidae] furent piégés de 1961 à 1963 dans la jungle amazonienne supérieure, près de la frontière commune de la Colombie, du Pérou et du Brésil, puis expédiés par avion via Miami, Floride, à l'« Oak Ridge Institute of Nuclear Studies », à Oak Ridge, Tennessee, pour servir d'animaux-tests dans des études sur les radiations et l'immunologie. 11 de ces petits singes sud-américains hébergeaient dans leur intestin grêle 35 exemplaires d'une nouvelle espèce du genre *Neodiplostomum* Railliet. Il s'agit de la première découverte d'un Néodiplostome chez des Primates.

C'est à la demande de M. G. E. Cosgrove, de la Division Biologique de l'« Oak Ridge National Laboratory »¹, que nous avons entrepris l'étude d'une partie des matériaux originaux qui se répartissent comme suit:

¹ Note de G. E. Cosgrove: « We are indebted to Drs. N. Gengozian and B. Nelson of the Medical Division, Oak Ridge Institute of Nuclear Studies, Oak Ridge, Tenn., for *Tamarinus* ».

N° d'enregistrement des hôtes	Nombres de Néodiplostomes
P-2554	3
P-2676	2
P-2681	1
P-2683	1
P-2753	1
P-2754	3
P-2902	14
P-2932	6
P-3057	1
P-3344	2
P-3379	1

Neodiplostomum (Neodiplostomum) tamarini n. sp.

L'holotype est déposé au « Beltsville Parasitological Laboratory » MD. (U.S. Nat. Mus., Helm. Coll. n° 60758). Quelques paratypes se trouvent dans la collection de l'auteur (n° R 35-45), à l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel; les autres sont conservés dans la collection G. E. Cosgrove.

DIAGNOSE

Segment antérieur ovale, cochléariforme, à largeur maximum au niveau de l'organe tribocytique. Segment postérieur ellipsoïde ou longuement ovoïde, un peu plus court que le précédent, à largeur maximum dans la zone testiculaire. Pore génital dorsal, subterminal. Ventouse buccale subégale à la ventouse ventrale située à mi-longueur du segment antérieur, parfois recouverte par le bord frontal de l'organe tribocytique circulaire, qui s'ouvre par une fente médiane. Pharynx ellipsoïdal, généralement plus petit mais plus musculieux que la ventouse buccale; prépharynx et œsophage courts; cæca atteignant presque l'extrémité du corps.

Ovaire ovoïde ou ellipsoïdal, médian ou submédian, situé transversalement ou obliquement au début du segment postérieur, dont les testicules occupent la plus grande partie. Premier testicule

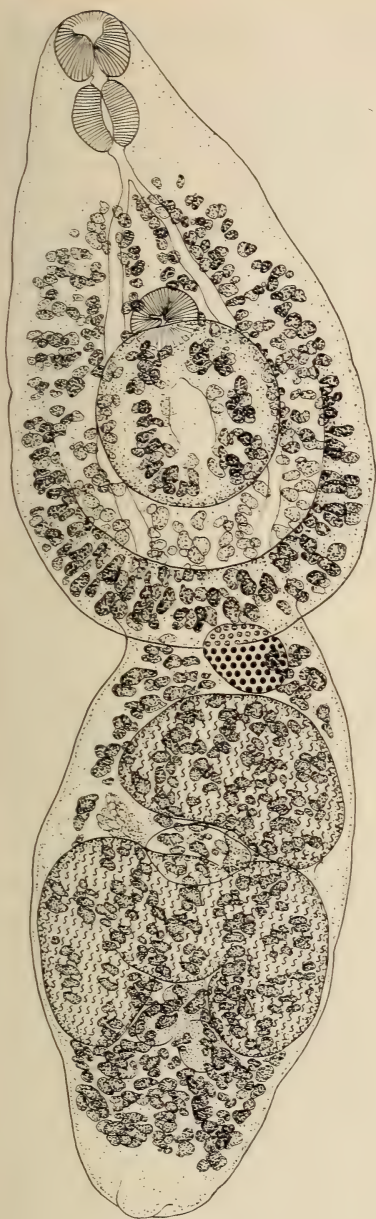


FIG. 1.

Neodiplostomum (N.) *tamarini* n.sp.,
de *Leontocebus nigricollis* (Spix)
Holotype (P-2902)
Longueur 1,42 mm. Vue ventrale

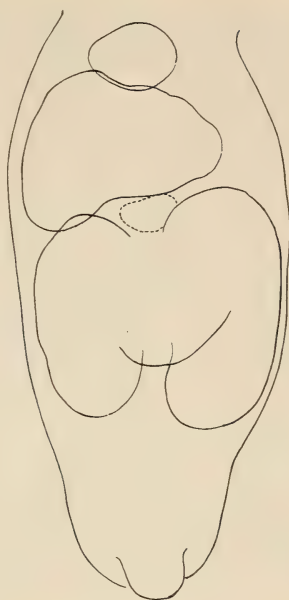


FIG. 2.

Neodiplostomum (N.) *tamarini* n.sp.
Vue dorsale du segment postérieur
Schéma topographique
des glandes génitales



FIG. 3.

Neodiplostomum (N.) *tamarini* n.sp.
Extrémité postérieure
(second testicule avec son lobe dorsal
et un lobe ventro-latéral)

asymétriquement développé, sénestre, mais pouvant s'allonger transversalement jusqu'à atteindre le cæcum droit. Second testicule occupant toute la largeur du corps, développant deux grands lobes ventro-latéraux, dirigés en arrière, généralement inégaux, et un lobe médian, postéro-dorsal, plus petit, formé par la commissure dorsale. Follicules vitellogènes à densité maximum au bord postérieur du premier segment, s'étendant en avant jusqu'à la bifurcation intestinale, répartis sur toute la face ventrale du second segment, parfois avec concentration dans le champ médian, et formant par dispersion latérale en arrière des testicules deux amas subterminaux plus ou moins distincts, la bourse copulatrice restant à découvert. Glande de Mehlis latérale, à la hauteur du réservoir vitellin intertesticulaire. Utérus s'incurvant dans sa partie distale pour déboucher dans la paroi postérieure de l'atrium génital, après avoir reçu le canal éjaculateur issu d'une vésicule séminale logée dans la concavité du second testicule. Pas de cône génital, mais la paroi atriale postérieure peut saillir et simuler cet organe.

Longueur totale 1,42-1,71 mm (moy. 1,53)

Segment antérieur 0,73-0,91/0,42-0,57

Segment postérieur 0,67-0,85/0,35-0,52

Rapport des longueurs: segm. post./segm. ant. 0,82-0,97 (moy. 0,90)

Diamètres:

ventouse buccale 78-115/78-102 μ (moy. 100/92)

pharynx 75-84/63-76 (moy. 80/71)

ventouse ventrale 73-94/81-107 (moy. 85/99)

organe tribocytique 180-265/180-275

ovaire 80-99/104-145

testicule antérieur 160-215/240-350

testicule postérieur 200-325/260-410

œufs 112-120/63-73 (moy. 115/68)

Nombre d'œufs dans l'utérus 1 à 7

Longueurs:

prépharynx 10 à 30 μ

œsophage 30 à 75

Rapport des longueurs: $\frac{\text{ventouse buccale} + \text{pharynx}}{\text{segment antérieur}} = 0,20-0,31$

soit 1/4 à l'état normal

1/3 par contraction

1/5 en extension

Situation dans le segment antérieur:

limite des vitellogènes	25-34/100
ventouse ventrale	44-53/100 (moy. 50/100)
bord frontal de l'organe tribocytique	50-57/100
centre de l'organe tribocytique	63-68/100

Situation dans le segment postérieur:

ovaire	5-15/100
bord antérieur du 1 ^{er} testicule	9-21/100
bord postérieur du 2 ^e testicule	69-74/100

DISCUSSION

L'inféodation d'un Néodiplostome à un Primate constituerait une exception notable parmi les données statistiques sur lesquelles se fonde la spécificité parasitaire, si on ne connaissait pas une lignée évolutive fibricolienne, issue d'une souche néodiplostomienne et représentée par une série d'espèces du genre *Fibricola* Dub., dans laquelle on observe le retrait progressif des vitellogènes du segment postérieur (DUBOIS 1944, p. 88; 1957, p. 214; 1961, p. 128; 1963, p. 109). La répartition des follicules chez *N. tamarini* n.sp. est bien du type néodiplostomien, mais la forme presque trilobée du testicule postérieur rappelle celle qu'on observe chez plusieurs Alariens du sous-genre *Paralaria* Krause, parasites de Mustélidés, notamment *Alaria* (*P.*) *clathrata* (Dies.), *A. (P.) pseudoclathrata* (Krause) et *A. (P.) mustelae* Bosma (cf. DUBOIS 1938, fig. 230, 245; 1963, fig. 5-9). Ces espèces font partie d'une lignée alarienne, issue d'une souche diplostomienne et dans laquelle on constate le même retrait des vitellogènes (DUBOIS 1944, pp. 87-88; 1957, p. 214; 1961, pp. 129-130; 1963, p. 109). Il faut donc en conclure que le Néodiplostome du Tamarin est marqué à cet endroit par son inféodation à un Mammifère et qu'il se distingue par ce caractère de toutes les

autres espèces du genre, chez lesquelles la gonade mâle postérieure est bilobée. De plus, les vitellogènes se dispersent latéralement en arrière des testicules, ne formant que des amas subterminaux peu denses ou même à peine distincts, ce qui n'est pas le cas des autres espèces congénériques, où des condensations de follicules apparaissent de chaque côté de la vésicule séminale.

Le rapport des longueurs: ventouse buccale + pharynx/segment antérieur semble discriminatif par sa valeur élevée ($1/3$ à $1/5$): il caractérise bien la nouvelle espèce.

Nous remercions M. G. E. Cosgrove de nous avoir confié la détermination de ce parasite.

RÉSUMÉ

Neodiplostomum (N.) tamarini n.sp. a été trouvé chez 11 spécimens de *Leontocebus nigricollis* (Spix) [Platyrrhinia].

BIBLIOGRAPHIE

- DUBOIS, G. 1938. *Monographie des Strigeida (Trematoda)*. Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 6: 1-535.
- 1944. *A propos de la spécificité parasitaire des Strigeida*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 69: 5-103.
- 1957. *La spécificité de fait chez les Strigeida (Trematoda)*. Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés: 213-227, Neuchâtel.
- 1961. *A propos de Neodiplostomum Railliet 1919 et Fibricola Dubois 1932 (Trematoda: Strigeida)*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 84: 125-132.
- 1963. *Statut des Alariinae Hall et Wigdor 1918 (Trematoda: Diplostomatidae) et revision de quelques Alariens*. Ibid. 86: 107-142.
-

Renversement de l'axe dorso-ventral du nœud de Hensen dans la ligne primitive de l'embryon de Poulet *

par

J. GALLERA et C. DICENTA

Laboratoire d'Embryologie expérimentale, Institut d'Anatomie,
Université de Genève

Avec 6 figures dans le texte.

INTRODUCTION

De nombreuses et diverses interventions expérimentales ont démontré qu'au moins jusqu'au stade de la ligne primitive achevée le blastoderme d'oiseaux manifeste de grandes potentialités régulatrices. Les expériences de SPRATT (1955), de GRABOWSKI (1956) et de GALLERA (1964) ont prouvé que l'excision du nœud de Hensen peut être suivie d'une régulation complète. D'autre part, ABERCROMBIE (1950) a obtenu, dans de nombreux cas, la formation d'un embryon normal dans les blastodermes dont le tiers ou même plus de la moitié de la ligne primitive a été retourné de 180°. Il est évident que dans ces conditions la destinée évolutive des différentes régions du fragment retourné a dû être entièrement modifiée. Certes, ce beau résultat ne s'est pas réalisé dans tous les cas. Si le fragment retourné était très grand, il arrivait parfois à maintenir sa polarité primitive.

¹ Travail subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

Pour notre part, nous avons exécuté des expériences similaires consistant à inverser non pas l'axe céphalo-caudal, mais l'axe dorso-ventral du nœud de Hensen.

Dans cette position insolite, le nœud de Hensen peut-il encore s'incorporer au blastoderme et, si oui, de quelle façon? L'orientation des mouvements d'invagination au sein du nœud de Hensen est-elle déjà irréversible? Le neurectoblaste, dont une petite portion peut être entraînée par les mouvements de convergence dans la couche superficielle du nœud de Hensen (SPRATT, 1952), est-il susceptible de modifier son mode de développement? C'est pourtant l'évolution de l'endoblaste dans nos conditions expérimentales qui nous intéresse en premier lieu. Grâce aux recherches de VAKAET (1962), de MODAK (1965) et de NICOLET (1965), nous savons que l'endoblaste destiné à former l'intestin céphalique s'invagine au niveau de la ligne primitive. NICOLET, en employant méthodiquement la technique des greffes du nœud de Hensen marqué préalablement par la thymidine tritiée, a pu montrer qu'au moins la moitié des cellules de ce nœud sont destinées à bâtir l'intestin. Au stade de la ligne primitive achevée, la plupart de ces cellules n'ont pas encore atteint leur position définitive. Si, après le renversement de l'axe dorso-ventral, les cellules endoblastiques présomptives étaient rejetées du côté dorsal du blastoderme, qu'elle serait leur évolution ultérieure? D'autre part, l'intestin céphalique, privé dans un tel cas d'une source importante de son matériel formatif, serait-il encore capable de se constituer?

Afin d'être en mesure de répondre à toutes ces questions, nous avons complété nos expériences par des échanges du nœud de Hensen par un autre coloré au bleu de Nil et retourné de la même façon que dans nos expériences principales. Dans d'autres expériences, enfin, nous avons appliqué des marques au charbon animal sur la face dorsale du nœud de Hensen renversé.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Des œufs de White Leghorn servent à nos expériences. Les opérations sont pratiquées du côté ventral sur des blastodermes mis en culture *in vitro* selon la méthode de New. Toutes les interventions expérimentales sont faites sur des blastodermes au stade de la ligne primitive achevée.

A l'aide d'une très mince aiguille d'irido-platine (0,02 mm de diamètre), nous découpons un carré de 0,3 à 0,4 mm de côté, englobant le nœud de Hensen; nous le retournons avec une petite anse de sorte que sa face dorsale soit tournée vers l'opérateur. Il faut alors aspirer tout le liquide surnageant à l'aide de minces bandes de papier-filtre. Les blastoderms remis à incuber, nous les observons plusieurs fois et nous les fixons au Bouin au moment où le corps embryonnaire est déjà pourvu au moins de quelques paires de somites. Ils sont colorés *in toto* au carmin aluné, photographiés et débités en coupes sériées qui seront colorées à l'hématoxyline d'Ehrlich-érythrosine.

Afin d'avoir une compréhension plus précise des phénomènes liés au renversement du nœud de Hensen, nous avons dans un certain nombre de cas combiné cette opération avec la coloration vitale au bleu de Nil ou le marquage par le charbon animal. En ce qui concerne la coloration vitale, nous avons appliqué la marque sur le nœud de Hensen *in ovo*, nous l'avons prélevé et substitué à une partie correspondante du blastoderme hôte. Quant au charbon animal, il est apposé sous forme de très fines marques sur la face dorsale du nœud de Hensen renversé, après qu'il se soit incorporé au blastoderme hôte.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Nous avons exécuté environ 200 expériences de renversement. Le nœud de Hensen parvient à s'intégrer plus ou moins harmonieusement à l'ensemble embryonnaire dans un tiers des cas approximativement. Comme dans un certain nombre de cas les blastoderms opérés dégénèrent précocement, bien que leur cicatrisation ait paru être parfaite, nous n'avons obtenu en définitive que 36 embryons qui ont pu être analysés sur des coupes.

L'incorporation du nœud de Hensen renversé prend en général 2 à 3 heures. Le développement de ces blastoderms présente un net retard, puisque le prolongement céphalique n'apparaît que 6 à 7 heures après l'opération. Sur un embryon fixé après 5 heures nous voyons que le nœud de Hensen maintient toujours sa polarité primitive et que la direction des mouvements d'invagination reste inchangée (voir fig. 1).

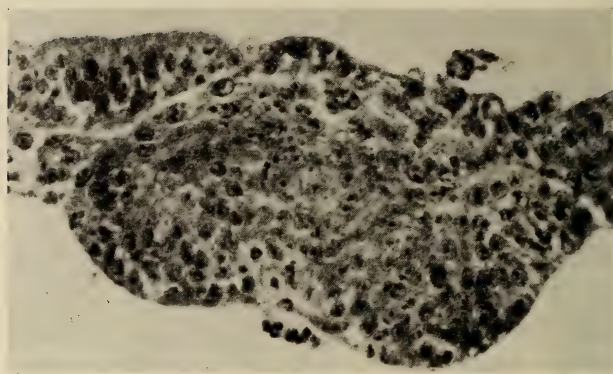


FIG. 1.

Microphotographie d'une coupe transversale pratiquée à mi-hauteur du nœud de Hensen renversé. 300 \times .

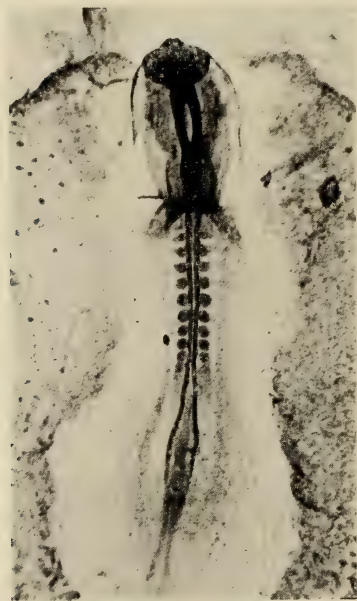


FIG. 2.

Microphotographie *in toto* de l'un de nos embryons, parmi les mieux développés.

Si le nœud de Hensen ne s'incorpore pas au blastoderme, l'excision pratiquée dans ce dernier s'élargit rapidement et le corps embryonnaire ne se forme pas. Cependant, même dans les blastodermes qui ont tout d'abord cicatrisé parfaitement, nous avons parfois constaté l'apparition secondaire d'un petit orifice à côté du nœud de Hensen en recul. Par la suite, cet orifice s'élargit un peu et fend le corps embryonnaire sur une étendue plus ou moins grande. Dans quelques cas, enfin, nous avons observé, après la formation du corps embryonnaire, une zone de nécrose localisée de préférence dans le sinus rhomboïdal.

Sur les 36 embryons qui ont pu être examinés histologiquement, 19 sont presque normaux (voir fig. 2), alors que, dans 17 autres, le nœud de Hensen ne s'est pas incorporé harmonieusement, mais a fourni des ébauches surnuméraires.

Parmi les 19 embryons à peu près normaux, soulignons qu'à l'exception de deux cas où la chorde manquait en avant ou en arrière, la seule anomalie constatée est la présence d'une lacune dans le plancher de l'ébauche neurale. Par cette lacune souvent très étroite émerge un ballon endothélial (fig. 3), situé dans la région



FIG. 3.

Coupe transversale d'un ballon endothélial qui émerge au travers d'un pertuis existant dans le plancher de la gouttière neurale. 150×.

troncale ou la région cérébrale postérieure et qui peut se détacher complètement du blastoderme dans quelques cas. Parfois, c'est un amas de cellules très serrées qui fait saillie du côté dorsal et se continue en profondeur dans la masse cellulaire du nœud de Hensen situé maintenant dans le sinus rhomboïdal. Les cellules qui le

constituent sont souvent en train de dégénérer, toutefois si ce processus ne fait que débiter, on distingue encore une mince couche endothéliale à la surface de la masse cellulaire émergeant du côté dorsal.

Dans les 17 cas où le nœud de Hensen n'a pas réussi à s'incorporer harmonieusement dans l'ensemble embryonnaire, nous constatons



FIG. 4.

Coupe transversale de la tête d'un embryon dans lequel le nœud de Hensen renversé a donné naissance à des ébauches surnuméraires, à savoir: une plaquette neurale intercalée dans la voûte de l'intestin céphalique et la corde dédoublée sur presque toute sa longueur. L'ébauche neurale de l'embryon est scindée à ce niveau en deux moitiés reliées par une membrane d'aspect endothélial. 150 \times .

qu'il a fourni des ébauches surnuméraires et que comme chez les embryons précédents nous retrouvons des cellules endothéliales qui font saillie dans la lumière du système nerveux. Pourtant, la fente existant dans le plancher de la gouttière neurale peut éventuellement s'élargir et nous trouvons alors une mince membrane tendue entre les bords de la lacune mentionnée en lieu et place d'un ballon endothélial (voir fig. 4).

Les ébauches surnuméraires sont représentées soit par de petites plaques neurales, soit des somites ou des tronçons chordaux supplémentaires. Nous avons observé la présence de petites plaques neurales dans 12 cas. Elles sont fortement étirées, surtout dans

leur région postérieure, et sont disposées sous le corps embryonnaire principal, incluses dans son feuillet interne (fig. 4 et 5). Les somites surnuméraires s'intercalent en général entre les deux rangées de



FIG. 5.

Sous la chorde de forme anormale, on distingue la plaque neurale fournie par le nœud de Hensen renversé. Un ballon endothélial fait saillie par un étroit pertuis dans le plancher de l'ébauche médullaire. 150 \times .

somites normaux. Dans 7 cas, nous avons à signaler un excédent de matériel chordal qui se manifeste soit par la présence d'un court tronçon chordal à côté de la chorde normale, soit par la formation de deux chordes qui ne fusionnent que dans la région postérieure de l'embryon.

Il est intéressant de noter que 7 embryons munis d'ébauches surnuméraires révèlent en même temps de graves déficiences soit dans la région troncale postérieure, soit dans la tête, soit, enfin, dans ces deux régions à la fois. Le plus souvent (6 cas) la chorde n'atteint pas l'extrémité caudale de l'ébauche neurale et se termine par un renflement qui, en se coiffant d'endoblaste, fait protrusion du côté ventral. Chez deux autres embryons, la chorde n'apparaît qu'à la hauteur de l'ouverture de l'intestin céphalique et dans ces deux cas le cerveau est fortement réduit (fig. 6).

Dans 7 embryons la coloration au bleu de Nil s'est maintenue jusqu'au moment de la fixation et nous a permis de faire des observations intéressantes. Deux de ces blastodermes ont formé des embryons plus ou moins normaux. Leurs chordes étaient colorées sur toute leur étendue. L'examen des coupes sériées d'un autre embryon a révélé que la chorde ne s'est pas constituée dans

la tête, et, en effet, au moment de l'apparition du repli cérébral transverse nous avons constaté que la marque bleue n'avait que



FIG. 6.

Microphotographie *in toto* d'un embryon dont le cerveau est sous-induit, conséquence de l'absence de la chorde dans la région céphalique.

Derrière le cœur, on aperçoit 3 somites surnuméraires intercalés entre les deux rangées de somites normaux.

très légèrement dépassé en avant le nœud de Hensen en recul. Dans trois cas le nœud de Hensen reculait au fur et à mesure de la formation du prolongement céphalique, en entraînant avec lui tout le matériel coloré. Plus tard, nous avons observé une marque bleue, très peu allongée, dans la région somitique de l'embryon. L'examen histologique a montré que dans cette région de l'embryon le greffon a bâti les ébauches surnuméraires suivantes : une petite plaque neurale et des somites médians. Toutefois, dans un autre cas du même genre, la chorde était colorée sur toute son étendue.

Nos colorations vitales semblent donc indiquer que si le nœud de Hensen renversé s'incorpore au blastoderme, il peut fournir la chorde tout entière. En revanche, si le nœud de Hensen renversé maintient son autonomie évolutive, il s'allonge peu et fournit des ébauches surnuméraires. En l'occurrence la chorde semble devoir se former, au moins dans sa région antérieure, aux dépens du matériel embryonnaire situé primitivement des deux côtés et en avant du nœud de Hensen. Si c'est effectivement

le cas, nous aurions ici affaire au même processus régulateur que nous avons observé à la suite des excisions simples du nœud de Hensen (GALLERA, 1964).

Quant à nos marques au charbon, elles apportent une preuve directe de la réalité des deux modes mentionnés ci-dessus de la formation de la chorde chez nos embryons issus des blastoderms dont le nœud de Hensen a été renversé. Les particules de charbon accolées aux cellules superficielles du nœud de Hensen pénètrent,

au cours de l'invagination de ces cellules, en profondeur. Plus tard, à l'examen histologique de nos embryons, nous retrouvons ces particules éparpillées dans la chorde et dans les somites. D'autre part, grâce à un hasard heureux, deux de nos embryons pourvus d'une chorde dédoublée en avant ont été préalablement marqués. Or, dans ces deux cas, ce n'est qu'une branche chordale qui contient les particules de charbon.

DISCUSSION

Nos résultats peuvent être comparés avec ceux d'ABERCROMBIE (1950) dans la mesure où nous obtenons également la formation d'un corps embryonnaire plus ou moins normal dans un assez grand pourcentage. Cependant, l'analyse histologique de nos résultats démontre que, contrairement à ce qui avait été observé par ABERCROMBIE, le nœud de Hensen renversé garde toujours sa polarité initiale. En effet, nous avons toujours retrouvé des cellules de caractère endothélial, qui proviennent sans doute de l'endoblaste du nœud de Hensen, rejetées dans la gouttière neurale. D'autre part, dans les cas où nous avons obtenu de la part du nœud de Hensen renversé la formation d'une petite plaque neurale, celle-ci était toujours située ventralement et intercalée dans le feuillet interne du blastoderme. Nous voyons donc que le nœud de Hensen renversé garde sa polarité primitive puisque le neurectoblaste se retrouve en bas et l'endoblaste en haut. Quant au matériel chordal et, éventuellement, une petite quantité du matériel somitique présomptif, ils se retrouvent simplement inversés dans le feuillet moyen du blastoderme après notre intervention.

Les colorations vitales et les marques au charbon animal ont montré que ce matériel embryonnaire peut participer à la formation de la chorde et des somites. Ces derniers sont toujours orientés normalement par rapport au blastoderme, ce qui ne nous surprend pas puisque dans nos expériences plus anciennes (GALLERA et IVANOV, 1964) nous avons constaté que les greffons nodaux transplantés sur l'aire opaque, où ils ont été appliqués la face ventrale contre l'ectoblaste, ont fourni des somites dont la plaque dermique a été toujours orientée normalement par rapport au blastoderme hôte.

Il importe encore de rappeler que l'excision simple du nœud de Hensen n'empêche nullement la formation d'un corps embryonnaire normal, à la condition évidemment que la blessure, pratiquée dans le blastoderme, se cicatrise. Il est fort probable que des processus régulateurs du même genre jouent aussi un certain rôle dans nos expériences présentes. En effet, il serait difficile d'expliquer d'une autre manière le fait que l'intestin céphalique de nos embryons est en général parfaitement développé. Il nous semble inconcevable que le nœud de Hensen renversé, lequel, comme nous l'avons vu, maintient sa polarité et rejette de l'endoblaste sur la face dorsale du blastoderme, puisse encore participer à la formation de l'intestin céphalique. D'autre part, rappelons que certains de nos embryons ont fourni du matériel chordal et somitique en quantité dépassant la norme (dédoublement de la chorde sur presque toute sa longueur, présence de courts tronçons chordaux à côté de la chorde normale, formation de somites surnuméraires). N'oublions pas pourtant, que, dans quelques autres cas, nous avons, au contraire, observé une déficience de l'ébauche chordale, en particulier dans la région troncale postérieure. Il est intéressant à noter que dans presque tous ces cas le nœud de Hensen renversé reculait, sans s'allonger appréciablement, jusqu'au niveau des premiers somites troncaux où il a donné naissance à la formation des ébauches surnuméraires, en particulier d'une petite plaque neurale intercalée dans l'endoblaste. Il paraît probable que c'est cette dernière qui a arrêté le nœud de Hensen en recul et a empêché l'élongation suffisante vers l'arrière du matériel chordal fourni par lui.

En conclusion, nous nous croyons autorisés à affirmer que le nœud de Hensen renversé participe à la formation de nos embryons, mais, d'autre part, notre intervention expérimentale éveille, quoique dans une mesure variable selon les cas, des capacités régulatrices latentes du matériel groupé primitivement au voisinage de l'extrémité antérieure de la ligne primitive.

RÉSUMÉ

Sur des blastodermes de Poulet transplantés en culture *in vitro* au stade de la ligne primitive achevée, nous excisons le nœud de

Hensen et le retournons *in situ* de telle sorte que son axe dorso-ventral soit renversé.

Dans un certain nombre de cas, le nœud de Hensen fut coloré au bleu de Nil ou marqué au charbon animal.

Il s'est avéré que l'axe dorso-ventral est à ce stade déjà déterminé. Toutefois, malgré notre intervention, un corps embryonnaire plus ou moins normal parvient à se former, si l'excision est suivie d'une cicatrisation assez rapide.

Dans tous les cas, l'endoblaste du nœud de Hensen est rejeté du côté dorsal. Le reste du matériel qui le constitue, participe toujours à la formation du corps embryonnaire en fournissant du matériel somitique et chordal, mais peut se différencier partiellement de façon autonome dans de nombreux cas.

SUMMARY

On chick blastoderms cultivated *in vitro* at the complete primitive streak stage, Hensen's node is excised and turned *in situ*, so as to invert its dorso-ventral axis.

In a few cases, Hensen's node was either stained with Nile blue sulphate or marked with animal charcoal.

At this stage, we found that the dorso-ventral axis is already determined. However, in spite of our intervention, we found that a more or less normal, embryo is formed, if the excision is followed by fairly rapid healing.

In every case, the endoblast of Hensen's node is rejected on the dorsal side. The remaining material, which is contained in Hensen's node, always participates in forming the embryonic axis giving rise to notochordal and somitic cells. But in many cases, this same material is capable of autonomous differentiation.

ZUSAMMENFASSUNG

Unsere Versuche werden an *in vitro* gezuchteten Hühnerembryonen ausgeführt. Es wird das Stadium des ganz verlängerten Primitivstreifens genommen. Wir schneiden den Hensen'sche Knoten heraus und drehen ihn so, dass seine dorso-ventrale Axe umgestellt zu liegen kommt.

In einigen Versuchen, haben wir den Hensen'sche Knoten mit Nilblau gefärbt oder mit Tierkohle markiert.

Wir haben beobachtet, dass dorso-ventrale Axe in diesem Stadium schon bestimmt ist. Wenn auf die Ausschneidung eine schnelle Vernarbung folgt, bildet sich, trotz unseren Eingriffes, ein mehr oder weniger normaler Embryonenkörper.

In allen Fällen, wird der Endoblast des Hensen'schen Knotens auf der dorsale Seite ausgeworfen. Der Rest des Materials nimmt immer an der Bildung des Embryonenkörpers teil und versieht ihn mit Ursegmenten und der Chordaanlage oder kann sich dennoch in vielen Fällen teilweise selbstständig differenzieren.

BIBLIOGRAPHIE

- ABERCROMBIE, M. 1950. *The effects of antero-posterior reversal of lengths of the primitive streak in the chick*. Phil. Trans. Roy. Soc. B. 234: 317-338.
- GALLERA, J. 1964. *Excision et transplantation des différentes régions de la ligne primitive chez le Poulet*. Bull. d'Assoc. des Anat. 49: 632-639.
- GALLERA, J. et I. IVANOV. 1964. *La compétence neurogène du feuillet externe du blastoderme de Poulet en fonction du facteur « temps »*. J. Embryol. exp. Morph. 12: 699-711.
- GRABOWSKI, C. T. 1956. *The effects of the excision of Hensen's node on the early development of the chick embryo*. J. exp. Zool. 133: 301-344.
- MODAK, S. P. 1965. *Sur l'origine de l'hypoblaste chez les Oiseaux*. Experimentia 21: 273.
- NICOLET, G. 1965. *Etude autoradiographique de la destination des cellules invaginées au niveau du nœud de Hensen de la ligne primitive achevée de l'embryon de Poulet*. Acta. Embryol. Morph. (sous presse).
- SPRATT, N. T. 1952. *Localization of the prospective neural plate in the early Chick blastoderm*. J. Exp. Zool. 120: 109-130.
- 1955. *Analysis of the organizer center in the early chick embryo. I. Localization of prospective notochord and somite cells*. J. Exp. Zool. 128: 121-164.
- VAKAET, L. 1962. *Some new data concerning the formation of the definitive endoblast in the chick embryo*. J. Embrol. exp. Morph. 10: 38-57.

Untersuchungen zur Variabilität der Sex Ratio von *Planococcus citri* (Risso)

(*Coccoidea: Homoptera*)

von

Walter HÄUSERMANN

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	56
2. Material und Methoden	58
2. 1. Zucht- und Versuchsbedingungen	58
2. 2. Methoden	60
3. Lebenszyklus und Fertilität	61
3. 1. Der Lebenszyklus	61
3. 2. Die Fertilität	64
3. 2. 1. Die Abhängigkeit der Fertilität von Wirtspflanzenart und Befallsdichte	64
3. 2. 2. Die Abhängigkeit der Fertilität vom Begattungsalter der Weibchen	67
4. Untersuchungen über die Variabilität der Sex Ratio . .	70
4. 1. Die Abhängigkeit der Sex Ratio von der Begattung . .	70
4. 2. Die Abhängigkeit der Sex Ratio von der Wirtspflanzenart	71
4. 3. Die Variabilität der Sex Ratio bei künstlicher Ernährung der Wirtspflanze	74
4. 4. Die Ergebnisse der oekologischen Untersuchungen über die Variabilität der Sex Ratio	76
5. Histologische und cytologische Untersuchungen . . .	79
5. 1. Die Histogenese der Geschlechtsorgane im Verlauf der Postembryonalentwicklung	79

	Seite
5. 2. Die Spermatogenese	83
5. 3. Die Histogenese der Ovariolen und die Oogenese. . . .	87
5. 4. Begattung, Besamung, Befruchtung und erste Furchungsteilungen.	89
5. 5. Die Ergebnisse der histologischen und cytologischen Untersuchungen	94
6. Diskussion	96
7. Zusammenfassung, résumé, summary	101
8. Literaturverzeichnis	104
9. Anhang: Urlisten der oekologischen Versuche	107

1. EINLEITUNG

Planococcus (= *Pseudococcus*) *citri* (Risso), von BALACHOWSKY (1948) systematisch der formenreichsten Familie der Coccoidea, den Lecanoidae, zugeordnet, zeigt die an verschiedenen Vertretern dieser Familie nachgewiesene (SCHRADER 1921, 1923 a, THOMSEN 1927; HUGHES-SCHRADER 1935; BROWN 1959), im englischen Sprachbereich heute kurz „Lecanoid system“ genannte Unterteilung des diploiden Chromosomensatzes der Männchen in n euchromatische und n heterochromatische Chromosomen. Diese Unterteilung wird erst im Verlauf der Embryonalentwicklung der Männchen sichtbar und gipfelt darin, dass in einer atypischen Meiose die beiden Chromosomensätze gesamthaft, ohne Materialaustausch voneinander getrennt und in der Spermiogenese nur die den euchromatischen Chromosomensatz enthaltenden Spermien ausgebildet werden. Bei den Lecanoidenweibchen sind die Chromosomen der beiden haploiden Chromosomensätze cytologisch gleichwertig und es stellt sich die Frage, wie aus cytologisch identischen Eiern, die von nur einer Spermienart befruchtet werden, zwei verschiedene Geschlechter hervorgehen können.

Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Lecanoiden hat bereits SCHRADER (1923 b), THOMSEN (1927, 1929) und JAMES (1937, 38, 39) beschäftigt, vor seiner heute gültigen Formulierung durch HUGHES-SCHRADER (1948). Diese Autorin neigt vor allem angesichts der Beobachtungen von JAMES über den Einfluss des Begattungsalters der Weibchen auf die Sex Ratio zur Ansicht, der Geschlechtsbestimmungsmechanismus sei genetisch nicht stabil, und durch Umwelteinflüsse modifizierbar.

NELSON-REES (1960, 1961) stellt ähnlich wie JAMES einen statistisch signifikanten Einfluss von Begattungsalter und Temperatur auf die Sex Ratio von *Pl. citri* fest, und beobachtet, dass die Männchenrate in der Nachkommenschaft eines Weibchens während der Eiablage abhängig vom Begattungsalter gewissen Schwankungen unterworfen ist. Nach seiner Vorstellung bestimmen veränderliche, ihrerseits umweltabhängige Faktoren im Innern des Eies oder Ovariole bei der Befruchtung das Geschlecht der Zygote. Insbesondere glaubt er, dass der Nahrung unter den Umweltfaktoren wesentlichen Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung zukommt. Nach gleichzeitig durchgeführten Bestrahlungsversuchen an *Pl. citri* (BROWN and NELSON-REES 1961) ist es der vom Vater stammende, euchromatische Chromosomensatz, der in der nächsten Männchengeneration zum genetisch inaktiven, heterochromatischen Chromosomensatz wird.

BROWN and NUR (1964) geben in einer, die Ergebnisse verschiedener Einzelstudien zusammenfassenden Arbeit einen Ueberblick über den Vorgang der Heterochromatisierung und die Funktion des Heterochromatins bei verschiedenen Coccidenarten. In Bezug auf das Problem der Geschlechtsbestimmung bei bisexuellen Lecanoidenarten sprechen sie dabei die Vermutung aus, dass die Weibchen in variabler Zahl zwei verschiedene Eitypen produzieren und, dass eine Substanz in einem dieser Eitypen die Heterochromatisierung des väterlichen Chromosomensatzes induziert und damit die Entwicklung der Zygote zum Männchen bewirkt.

Die Beobachtung, dass bei gewissen Stictococcinen die Infektion oder Nichtinfektion der Oocyten durch einen bestimmten Symbionten mit der Geschlechtsbestimmung Hand in Hand geht (BUCHNER 1954), wird von HARTMANN (1956) als ein Beispiel modifikatorischer Geschlechtsbestimmung angeführt. BUCHNER (1962) nimmt seinerseits an, dass modifikatorische Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung der Schildläuse ganz allgemein eine bedeutende Rolle spielen.

Als weiterer Beitrag zum Problem der Geschlechtsbestimmung der Lecanoiden geht diese Arbeit davon aus, dass JAMES und NELSON-REES in ihren Versuchen stets nur ein Ansteigen der Männchenrate erreicht haben. Im Zusammenhang mit der Frage nach dem von NELSON-REES postulierten Nahrungseinfluss soll nun die gesamte Variations- bzw. Modifikationsbreite der Sex Ratio

einer Population von *Pl. citri* bestimmt und der Einfluss einzelner Faktoren im Rahmen der Gesamtvariabilität diskutiert werden. Ausgangspunkt der Untersuchungen über den Nahrungseinfluss bilden dabei die Ergebnisse einiger Probeauszählungen, die für Nachkommenschaften von auf Kartoffel aufgewachsenen Weibchen eine deutlich geringere Sex Ratio ergeben haben, als für die auf *Coleus* gehaltenen Weibchen bei JAMES.

Die Arbeit entstand unter Anleitung meines verehrten Lehrers Prof. Dr. R. Geigy am schweizerischen Tropeninstitut in Basel. Für seine Unterstützung und wertvollen Ratschläge möchte ich ihm hier meinen herzlichen Dank aussprechen. Mein Dank gilt auch den Herren Dr. P. Schmid, Lektor für Statistik an der Universität Basel, der mich bei der Auswertung der Ergebnisse beriet, Dr. Chr. Zeller, mit dem ich einige ergiebige Diskussionen haben konnte, sowie Dr. R. Wyniger von der biologischen Abteilung der Firma J. R. Geigy A.G. Basel, der das Ausgangsmaterial zur eigenen Zucht von *Pl. citri* zur Verfügung stellte und mir stets mit praktischen Winken zur Seite stand.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. ZUCHT- UND VERSUCHSBEDINGUNGEN

Das Klima des als Zucht- und Versuchsraum verwendeten Gewächshauses des schweizerischen Tropeninstitutes zeigte naturgemäss eine gewisse Abhängigkeit von der Aussenwelt, doch hatten seine Schwankungen keinen von vornherein sichtbaren Einfluss auf die Biologie von *Pl. citri*. Die mittlere Tagestemperatur betrug sowohl im Sommer- wie im Winterhalbjahr rund 25° C, während die täglichen Temperaturschwankungen mit maximal 5° im Winter wesentlich geringer ausfielen als im Sommer mit maximal 18°. Die Luftfeuchtigkeit war im Sommer ebenfalls stärkeren Schwankungen unterworfen als im Winter und lag im Mittel bei rund 70% rLF.

Die Züchtung von *Pl. citri* erfolgte anfänglich in einer, später in zwei getrennten auf ein gemeinsames Weibchen zurückgehenden Kolonien auf der Kartoffel, *Solanum tuberosum*, und auf der Buntnessel, *Coleus spec.* Die beiden Pflanzenarten werden im Folgenden meist mit den Symbolen K und C bezeichnet. Die Gründung einer

Kolonie durch ein begattetes Weibchen gefolgt von steter Inzucht dürfte auch unter natürlichen Bedingungen recht häufig vorkommen. Als Zuchtkäfige wurden aus 2mm Fensterglas geleimte Glasprismen mit einer Grundfläche von 20×30 cm und einer Höhe von 40 cm verwendet. Nach oben waren sie mit Cellophanpapier ausbruchssicher überklebt und unten standen sie 1—2 cm tief in feinem Sand. Das Cellophanpapier erlaubte einerseits einen für die Entfaltung der Wirtspflanze genügenden Gasaustausch und verhinderte andererseits ein starkes Absinken der Luftfeuchtigkeit. Innerhalb der Glaskäfige wurde nie eine rLF unter 60% gemessen. In die Käfige konnten bequem zwei Töpfe mit Wirtspflanzen gestellt werden, die wegen der hohen Vermehrungsquote im Zyklus der Generationenfolge ersetzt werden mussten. Es war praktisch unmöglich, eine gleichmässige Altersstruktur der Kolonien über längere Zeit aufrecht zu erhalten.

In Wahlversuchen wurden die verschiedensten Pflanzenarten befallen, darunter auch solche, auf denen die Mortalitätsquote die Vermehrungsquote überwog, so dass der Befall ohne stetige Zuwanderung nicht über mehrere Generationen erhalten blieb. Im Zwangsversuch stachen Erstlarven sogar künstliche Membranen an und sogen von den darunter angebotenen Nährlösungen. Trotz vielfältiger Versuchsdispositive und Kombinationen von Nährlösungen gelang es nicht *Pl. citri* seine Entwicklung getrennt von der Wirtspflanze durchlaufen zu lassen. Gleiche Erfahrungen sind auch mit andern Pflanzenläusen gemacht worden (LINDEMANN 1948; MALTAIS 1952; DISSELKAMP 1954).

Zum Auszählen der Nachkommenschaften isolierter Weibchen in Serienversuchen wurden als Wirtspflanzen C und K verwendet. Je vier Pflanzen wuchsen dabei in einem Abstand von ca. 12 cm in rechteckigen Blumenkistchen von 50 cm Länge und 14 cm Breite. Sobald die Pflanzen mit Versuchstieren besiedelt waren, wurden viereckige Glasprismen obiger Fabrikationsart von 10 cm Seitenlänge und 25 cm Höhe darübergestülpt. Zum Abschluss nach unten wurden sie in die fein gesiebte Erde eingedrückt und oben ebenfalls mit Cellophanpapier überklebt. Larven, frisch gehäutete Adultweibchen und Männchen wurden mit einem feinen, angefeuchteten Pinsel von Pflanze zu Pflanze übertragen; die wesentlich grösseren eiablagebereiten Weibchen ertrugen auch das Anfassen mit einer Spitzpinzette ohne sichtliche Schäden. Das Auszählen der Nach-

kommenschaften isolierter Weibchen erfolgte wöchentlich zweimal im Abstand von 3 bzw. 4 Tagen, sobald die ersten männlichen Zweitlarven ihre flaumigen Coccons bildeten. Die ausgezählten Tiere, Adultweibchen oder männliche Zweitlarven, Pronymphen und Nymphen, wurden jeweils entfernt und getötet. Wurden für einzelne Versuche Adultmännchen gebraucht, so kamen die ausgezählten männlichen Entwicklungsstadien, die ja nicht mehr auf eine Wirtspflanze angewiesen sind, bis zum Entwicklungsabschluss auf Papierstreifen in kleine, dicht verschlossene Gläser.

2. 2. METHODEN

Für Untersuchungen über den Modus einer Geschlechtsbestimmung stehen die Arbeitsmethoden der Cytologie, der Genetik und der Oekologie zur Verfügung. Das besondere cytologische Geschehen bei Lecanoiden erlaubt es indessen nicht, mit den klassischen genetischen Methoden ergänzende Auskünfte über den Vorgang der Geschlechtsbestimmung zu erlangen, und ökologische Arbeitsmethoden versprechen als einzige noch einigen Aufschluss.

Für diese sind folgende Überlegungen wegleitend:

Die Sex Ratio in der Tochtergeneration eines Weibchens ist als Leistungsmerkmal aufzufassen, das wie jedes andere Merkmal durch Genotyp und Umwelt bestimmt wird. Der Merkmalsdurchschnittswert einer Population entspricht dem Erwartungswert ihres Genotyps, indess die Abweichungen einzelner Nachkommensschaften, die Modifikationen, durch ihre Extremwerte die ebenfalls vom Genotyp definierten Grenzen der Reaktionsnorm angeben. Je nach Versuchsanlage können dann der Erwartungswert des Genotyps, die Grenzen der Reaktionsnorm oder die Wirkung einzelner Umweltfaktoren abgeschätzt werden.

Der allgemein gebräuchliche Begriff der Sex Ratio, definiert als Anzahl Männchen/100 Weibchen ist für eine statistische Auswertung ungeeignet. An seiner Stelle wird wie bei NELSON-REES der Begriff der relativen Männchenhäufigkeit verwendet. Diese ist definiert als Anzahl Männchen/Nachkommentotal und wird im Folgenden durch das Symbol rMH bezeichnet. Wie die graphische Darstellung der Ergebnisse der Überalterungsversuche von NELSON-REES (1960) augenfällig illustriert, berechtigen statistisch nachgewiesene Unterschiede der rMH allein nicht ohne weiteres

zu Rückschlüssen auf den Modus der Geschlechtsbestimmung. Eine zuverlässige Interpretation der Variabilität der Sex Ratio ist nur möglich, wenn neben den Unterschieden der mittleren rMH zwischen verschiedenen Stichproben auch jene des Nachkommen-totals, abgekürzt Nt, mitberücksichtigt werden. Da die Vorversuche zur künstlichen Ernährung von *Pl. citri* fehlgeschlagen haben, besteht im Augenblick keine Möglichkeit zu kontrollierter qualitativer und quantitativer Variation der Nahrung. Allfällige Unterschiede der Ernährung können nur aus den Reaktionen der Versuchstiere — Lebenszyklus, Fertilität und Sex Ratio — erschlossen werden, d. h. der Nachweis unterschiedlicher Ernährung ist durch Unterschiede in Lebenszyklus und Fertilität zu erbringen. Den Versuchen über die Variabilität der Sex Ratio werden deshalb Untersuchungen über den Nahrungseinfluss auf Lebenszyklus und Fertilität vorangestellt. Möglichkeiten zur Variation der Nahrung geben die Wahl verschiedener Wirtspflanzenarten und das Halten einer Wirtspflanzenart in verschiedenen Nährlösungen. Auf Anlage und Fragestellung der einzelnen Versuche wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Parallel zu den ökologischen Untersuchungen wird eine cytologische Kontrolle des Versuchsmaterials durchgeführt. Sie erstreckt sich auf Darstellungen der Spermatogenese, der Oogenese, der Begattung und der Befruchtung. Durch sie sollen die untersuchte Population cytologisch eindeutig beschrieben und einige cytologische Detailfragen näher abgeklärt werden. Angaben über die histologische und cytologische Technik erfolgen ebenfalls an entsprechender Stelle.

3. LEBENSZYKLUS UND FERTILITÄT

3. 1. DER LEBENSZYKLUS

Da der Reaktionstyp von *Pl. citri* in keiner Weise fixiert ist, sind Lebenszyklus und Generationenzahl pro Jahr stark umweltabhängig. Nach BODENHEIMER (1929) schwankt der Lebenszyklus in den Citrusplantagen Palästinas je nach Jahreszeit zwischen 26 und über 100 Tagen. Nach NELSON-REES (1960) zählt der Lebenszyklus im Gewächshaus bei einem Temperaturmittel von 23,5° C und der Kartoffel als Wirtspflanze im Mittel

44 Tage. Über die Dauer der einzelnen Entwicklungsstadien und des Lebenszyklus unter den in 2. 1. beschriebenen Versuchsbedingungen informiert Tabelle 1.

TABELLE 1

*Dauer der Entwicklungsstadien und des Lebenszyklus
auf der Kartoffel in Tagen (Variationsbreiten)
(eingeklammerte Zahlen = Werte für Coleus)*

	Ei	Erstlarve	Zweitlarve	Drittlarve	Imago — Eiablage	Ei — 1. Ei
♀	1—9	5—10	4—7	4—7	8—12 (11—19)	26—30 (32—49)
	Ei	Erstlarve	Zweitlarve	Pronymphen	Nymphen	Imago
♂	1—9	5—10	6—8	2—5	2—5	3—7

Für die Eientwicklung wurde eine spezielle Beobachtungsreihe angestellt. Die übrigen Zahlenangaben beruhen auf den Protokollen der zweimal wöchentlich kontrollierten Auszählungsversuche zur Bestimmung der Sex Ratio.

Die Daten stimmen annähernd mit den Angaben von BODENHEIMER und von GRAY (1954) überein, liegen aber beträchtlich unter den von JAMES und NELSON-REES angegebenen Werten.

Während zwischen auf C und K saugenden Individuen kaum ein Unterschied in der Dauer der Postembryonalentwicklung festzustellen ist, wird bei andern Wirtspflanzen, z. B. *Gossypium marsupiale*, *Sedum spectabilis* oder *Pelargonium zonale*, die Postembryonalentwicklung wesentlich verlängert. Auffällig ist bei C und K der Unterschied in der Zeitspanne zwischen letzter Häutung und Eiablagebeginn. Da das Wachstum der Ovariolen und Oogonien (vgl. 5. 3.) erst nach der dritten und letzten Häutung einsetzt, ist diese Zeitspanne als wirtspflanzenabhängige Reifeperiode des Weibchens anzusehen. Die Begattung kann bereits unmittelbar nach der Häutung stattfinden. Ist dies aber erst später im Verlauf der Reifeperiode der Fall, so wird der Eiablagebeginn dadurch praktisch nicht verzögert. Erfolgt die Begattung erst nach der zur

Reife nötigen Zeit, so setzt die Eiablage bereits 2—3 Tage darauf ein, wie aus der Zusammenstellung in Tabelle 2 zu ersehen ist.

TABELLE 2

Die Reifeperiode des Weibchens. Aufeinanderfolge von Begattung und Eiablagebeginn in Tagen nach der Häutung zur Imago

Begattung in Tagen nach der Häutung	Eiablagebeginn	
	KARTOFFEL	COLEUS
0	8—12	11—19
6	9—12	12—20
12	16—20	14—20
20	22—25	24—29
30	32—34	33—35
50		54—57

Die Zahlenangaben beruhen auf je 10 täglich zweimal kontrollierten Weibchen.

Die scheinbar grosse Variationsbreite in der Eientwicklung ist darauf zurückzuführen, dass die Embryonalentwicklung im Augenblick der Eiablage verschieden weit fortgeschritten ist. Nach über die Reifeperiode hinaus verzögerter Begattung wird die Zeitspanne bis zur Eiablage kürzer, die Dauer der Eientwicklung im Mittel aber länger. Die Ablage eines Eies bzw. eines Embryos ist damit vom Stadium der Embryonalentwicklung weitgehend unabhängig. Das Entwicklungsstadium frisch abgelegter Embryonen variiert von den ersten Furchungsteilungen bis zum nahezu schlüpfbereiten Embryo. Die Dauer der Eiablage ist von Weibchen zu Weibchen sehr verschieden, und es kann kein Unterschied zwischen den Wirtspflanzenarten K und C festgestellt werden.

NELSON-REES konnte unbegattete Weibchen bis zu fünf Monaten am Leben erhalten; in eigenen Versuchen gelang dies für maximal 4 Monate. Bereits 28 Tage nach der Häutung zur Imago sonderten die ersten unter diesen überalterten Weibchen eine flaumige Gelegehülle ab, ohne Eier zu legen. Die Nahrungsaufnahme wurde spätestens nach 3 Monaten eingestellt. In diesem Zeitpunkt konnten keine Begattungen mehr beobachtet werden,

wenn Männchen dazu gegeben wurden. Die Individuen, die am längsten am Leben blieben, hatten keine Gelegehüllen gebildet.

3. 2. DIE FERTILITÄT

Als Masse für den im deutschen Sprachbereich wenig präzise gefassten Begriff Fertilität werden im Folgenden entweder das Total der von einem Weibchen abgelegten Eier, abgekürzt Et, oder das Total seiner Nachkommen, Nt, verwendet.

Die Fertilität von *Pl. citri* schwankt zwischen einigen wenigen und über 900 Nachkommen pro Weibchen. Diese im wesentlichen sicher umweltbedingte Variabilität der Fertilität muss bei einer Interpretation der Variabilität der Sex Ratio mitberücksichtigt werden. Die folgenden Versuche dienen zum Nachweis der unter den gegebenen Klimabedingungen für die Fertilität eines Weibchens massgebenden Umweltfaktoren.

3. 2. 1. DIE ABHÄNGIGKEIT DER FERTILITÄT VON WIRTS-PFLANZENART UND BEFALLSDICHTE

Die in einer Population stets vorhandenen, auffälligen Grössenunterschiede der Weibchen bei Eiablagebeginn, lassen von vornherein eine grosse Variabilität der Eiproduktion erwarten. Sie sind wohl zur Hauptsache auf die Ernährung zurückzuführen. Ihr Zusammenhang mit Art und Zustand der Wirtspflanze und dem Standort der Laus auf der Pflanze ist offensichtlich: Kartoffelweibchen sind im Mittel grösser als Coleusweibchen, und auf Blättern saugende Weibchen sind fast durchwegs kleiner als am Stengel saugende. Die bei grosser Befallsdichte grössere Anzahl kleiner Weibchen mag zum Teil auf die Raumbeschränkung und gegenseitige Störungen zurückzuführen sein, ist zur Hauptsache aber sicher der durch starken Befall bedingten Konditionierung der Nahrung zuzuschreiben.

Um für den Vergleich der Wirtspflanzenarten K und C unter diesen Bedingungen möglichst repräsentative Stichproben zu erhalten, wurden zwei verschiedene Wege zur Auswahl des Stichprobenmaterials beschritten.

Versuch 1: Die Fertilität von *Pl. citri* in Abhängigkeit von der Wirtspflanzenart bei grosser Befallsdichte

In diesem Versuch wurden im Zeitpunkt grösster Befallsdichte bzw. bei den ersten Anzeichen einer Schädigung der Wirtspflanze durch den Befall und beim Verlassen der Wirtspflanze durch die aktiven Entwicklungsstadien alle mit der Eiablage beginnenden Weibchen den beiden Kolonien auf K und C entnommen und isoliert. Um gleichzeitig Aufschluss über die Mortalität der Embryonen und der Larven zu erhalten, wurden in einer ersten Versuchsserie die Eier und in einer Wiederholung die Nachkommenschaften nach Abschluss der Postembryonalentwicklung ausgezählt. Die Versuchsanlage setzt sich aus zwei A-Stufen (Wiederholungen) und zwei B-Stufen (Wirtspflanzen) zusammen. Jede Versuchsgruppe (Stufenkombination) umfasst 30 Weibchen. Versuchsanlage und Ergebnisse sind aus Tabelle 3 ersichtlich.

TABELLE 3

Die Fertilität von Pl. citri in Abhängigkeit von der Wirtspflanzenart bei grosser Befallsdichte (Versuch 1)

Die Mittelwerte und Variationsbreiten der 4 Versuchsgruppen mit $n = 30$

A-Stufen		B-Stufen		Mittelwerte A-Stufen
		KARTOFFEL	COLEUS	
GELEGE Et	\bar{x}	264	200	232
	Δ	136—504	71—394	
NACHKOMMEN Nt	\bar{x}	292	184	238
	Δ	111—572	69—358	
Mittelwerte B-Stufen		\bar{x}		
		278	192	

Die statistische Auswertung mit der doppelten Varianzanalyse und dem anschliessenden Homogenitäts-Test (F-Test) ergibt für Wechselwirkung und die Unterschiede zwischen den A-Stufen keine Signifikanz. Die Unterschiede zwischen den B-Stufen indessen sind bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 0,01$ deutlich signifikant.

Versuch 2: Die Fertilität von *Pl. citri* auf Kartoffel und Coleus unter speziell günstigen Verhältnissen

Im zweiten Versuch wurden, um für die Wirtspflanzenart repräsentative Stichproben zu gewährleisten, jeweils fünf frisch gehäutete

Adultweibchen zusammen mit 2—3 Männchen auf einer gesunden Pflanze isoliert. Ausgezählt wurde nur das Gelege des grössten dieser Weibchen, so dass mit Ausnahme der Wirtspflanzen für beide Stichproben speziell günstige Umweltbedingungen vorausgesetzt werden dürfen.

Unterschiedliche Behandlung der Weibchen nach Eiablagebeginn sollte in diesem Versuch zusätzlich zeigen, wie sich Störungen während der Eiablage, wie sie in Versuch 1 möglicherweise zur Geltung gekommen sind, auf die Fertilität der Weibchen auswirken.

Die Versuchsanlage wurde ebenfalls auf eine statistische Auswertung mit der doppelten Varianzanalyse ausgerichtet. Drei verschiedene Stufen der Störung der Weibchen nach Eiablagebeginn stellen die A-Stufen dar.

In der ersten A-Stufe, bezeichnet als UNGESTÖRT, wurde die Nachkommenschaft erst nach dem natürlichen Tod des Weibchens ausgezählt.

In der zweiten A-Stufe, bezeichnet als GESTÖRT, wurden den Weibchen das Gelege samt Flaumhülle zweimal wöchentlich weggenommen und die Eier sofort ausgezählt.

In der dritten A-Stufe, bezeichnet als GETRENNT, wurden die Weibchen nach Eiablagebeginn von der Pflanze abgelöst und in kleine Glastuben gebracht. Ihr Gelege wurde ebenfalls zweimal wöchentlich entfernt und ausgezählt.

TABELLE 4

Die Fertilität von Pl. citri auf Kartoffel und Coleus unter speziell günstigen Verhältnissen (Versuch 2)

Die Mittelwerte und Variationsbreiten der 6 Versuchsgruppen mit $n = 10$

A-Stufen	B-Stufen		Mittelwerte A-Stufen
	KARTOFFEL	COLEUS	
UNGESTÖRT			
Nt \bar{x}	564	407	485
Δ	348—814	273—718	
GESTÖRT			
Et \bar{x}	596	408	502
Δ	434—824	227—581	
GETRENNT			
Et \bar{x}	571	440	506
Δ	420—845	336—609	
Mittelwerte B-Stufen	\bar{x}		
	577	418	

Bei gleicher statistischer Auswertung wie bei Versuch 1 sind wiederum nur die Unterschiede zwischen den B-Stufen signifikant ($\alpha = 0,01$).

Die beiden Wirtspflanzenarten K und C bilden die B-Stufen. Jede Versuchsgruppe (Stufenkombination) umfasst 10 Versuchseinheiten (Weibchen + Wirtspflanze). Versuchsanlage und Ergebnisse sind aus Tabelle 4 ersichtlich.

Aus diesen beiden Versuchen geht hervor, dass, unter Voraussetzung einer primären Abhängigkeit der Fertilität von der Ernährung, diese durch die Wahl der Wirtspflanze zwar deutlich aber nur in beschränktem Ausmass kontrolliert wird. Die Versuche haben weiter gezeigt, dass die Mortalität der Embryonen und Larven aus dem Vergleich des mittleren Et und des mittleren Nt von zwei unter experimentell möglichst gleichen Bedingungen durchgeführten Stichproben nicht erschlossen werden kann. Sie ist anscheinend wesentlich geringer als die Variabilität der Fertilität unter diesen Bedingungen. Besonders zu beachten ist, dass das Et eines Weibchens bereits bei Eiablagebeginn bestimmt ist, und durch die Behandlung des Weibchens nach Eiablagebeginn in der Regel keine Änderung mehr erfährt. Die sehr variable Dauer der Eiablage scheint für das Total der abgelegten Eier belanglos zu sein.

3. 2. 2. DIE ABHÄNGIGKEIT DER FERTILITÄT VOM BEGATTUNGS- ALTER DER WEIBCHEN

Nach NELSON-REES (1960) steigt die Fertilitätskurve der Weibchen in Abhängigkeit vom Begattungsalter zu Beginn sehr steil an, überschreitet rasch ihr Maximum und fällt dann, allmählich flacher werdend, bis weit unter ihre Anfangshöhe ab. Die Versuche 1 und 2 haben ihrerseits gezeigt, dass die Fertilität der Weibchen durch die Ernährung in der Reifeperiode bestimmt wird. Es darf deshalb eine Korrelation zwischen dem Gewicht der Weibchen bei Eiablagebeginn und ihrer Fertilität erwartet werden, die es gestattet, auf Grund eines Regressionsvergleichs die Wirksamkeit der Nahrung von der zusätzlichen Wirkung weiterer Faktoren wie z. B. des Begattungsalters zu unterscheiden.

Versuch 3:

Im dritten Versuch wurden 6 mal 12—15 frisch gehäutete Adultweibchen auf je einem C-Steckling isoliert und in bestimmten Zeitab-

ständen nach der Häutung 20—30 adulte Männchen zugegeben. Sofort nach Eiablagebeginn wurden die 10 grössten dieser Weibchen mitsamt den ersten Eiern gewogen, anschliessend in eine Glastube gebracht und ihre Gelege zweimal wöchentlich entfernt und ausgezählt. Der genaue Zeitpunkt der Begattung konnte nicht bei allen Weibchen beobachtet werden, die gemachten Beobachtungen sprechen jedoch dafür, dass alle Weibchen binnen 24 Stunden nach dem Zusammenbringen mit Männchen

TABELLE 5

Die Abhängigkeit der Fertilität vom Begattungsalter und ihre Korrelation zum Gewicht der Weibchen bei Eiablagebeginn (Versuch 3)

Mittelwerte und Variationsbreiten von Gewicht und Fertilität in sechs Versuchsgruppen mit $n = 10$

	Zeitpunkt der Begattung in Tagen nach der Häutung					
	0	6	12	20	30	50
Gewicht \bar{x} in mg	1,92 1,20—4,10	1,88 0,60—3,30	2,22 1,45—3,10	2,26 1,10—4,05	1,28 0,60—1,95	2,50 1,05—4,15
Fertilität \bar{y} Et	275 149—658	258 68—529	304 197—426	269 123—436	131 63—245	173 36—253
Korrelations- koeffizient r	0,99	0,97	0,90	0,94	0,67	0,83
Regressions- koeffizient b_{yx}	1,77	1,50	1,26	1,14	0,83	0,64
Fertilität bez. Gesamt- mittel d. Gewichts $y\bar{x}$	290	277	278	240	192	142

Bei der statistischen Auswertung mit der einfachen Varianzanalyse und daran geknüpftem Homogenitäts-Test erweisen sich einzelne Gewichtsunterschiede bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha = 0,05$ als knapp, und einzelne Fertilitätsunterschiede bei $\alpha = 0,01$ als deutlich signifikant.

begattet worden sind. 6—12 Tage nach der Häutung folgt die Begattung sogar sehr rasch auf das Zusammenbringen der Geschlechter, wobei sich meist verschiedene Männchen um ein Weibchen zusammenrotten, und nacheinander mehrere Kopulationen stattfinden können. Es scheint, dass in dieser Zeit Männchen anlockende und Kopulation stimulierende

Duftstoffe von den Weibchen in besonders starkem Masse abgegeben werden. Versuchsanlage und Ergebnisse sind aus Tabelle 5 und Fig. 1 ersichtlich. Die in Tabelle 2 angeführten Zeitangaben über die Aufeinanderfolge von Begattung und Eiablagebeginn für die Wirtspflanze *Coleus* stammen aus diesem Versuch.

Im Gegensatz zu den Feststellungen von NELSON-REES sinkt die Fertilität der hier untersuchten Rasse nach jeder Verzögerung der Begattung ab. Wie aus den Neigungen der Regressionsgeraden (vgl. Abb. 1) zu ersehen ist, kommt dem Zeitpunkt der Begattung,

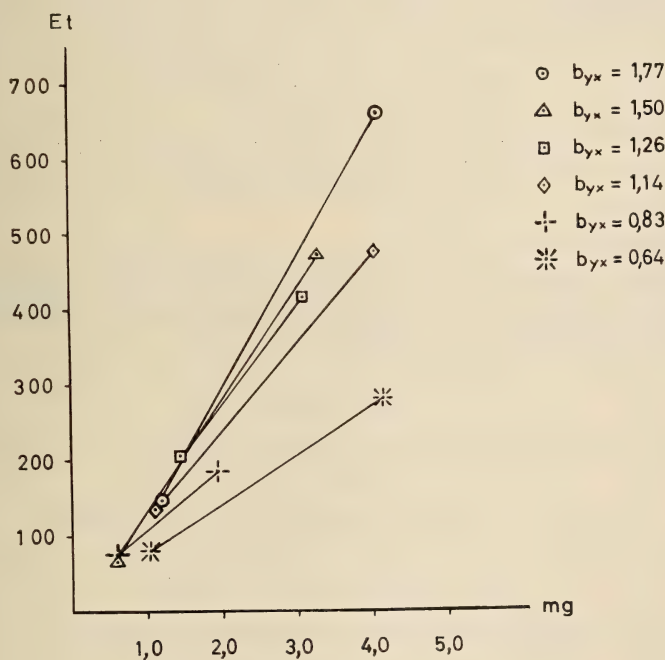


Abb. 1.

Die Regression zwischen Gewicht und Fertilität
bei unterschiedlichem Begattungsalter

sobald diese nach Abschluss der Reifeperiode stattfindet, nur sekundär fertilitätsbeschränkende Bedeutung zu. Der altersbedingte Fertilitätsverlust ist individuell sehr variabel.

4. UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VARIABILITÄT DER SEX RATIO

4.1. DIE ABHÄNGIGKEIT DER SEX RATIO VON DER BEGATTUNG

Versuch 4:

Ein Versuch über die Abhängigkeit der Sex Ratio vom Begattungsalter wurde auf Grund der Ergebnisse von Versuch 1a und 2a gegenüber den entsprechenden Versuchen von JAMES und NELSON-REES etwas modifiziert. In fünf Versuchsgruppen wurden, abhängig vom augenblicklichen Angebot an frisch gehäuteten, unbegatteten Weibchen in der Coleuskolonie, nach und nach je 10—15 Weibchen unter fünf verschiedenen Bedingungen mit Männchen zur Begattung zusammengebracht.

In Gruppe 1 wurden die Weibchen unmittelbar nach ihrer letzten Häutung zusammen mit einem Überschuss an Adultmännchen in einem kleinen Glasgefäß für 24 Stunden eingeschlossen und anschliessend einzeln auf C-Stecklingen isoliert. Solchermassen war Gewähr dafür geboten, dass die Weibchen innert 24 Stunden nach der Häutung begattet wurden.

In Gruppe 2 wurden die Weibchen nach der Häutung einzeln auf C-Stecklinge verbracht und bis zum Eiablagebeginn laufend mit Männchen versehen, so dass die Möglichkeit zu mehreren Begattungen im Verlauf der Reifeperiode gegeben war.

TABELLE 6

Die Variabilität der Sex Ratio in Abhängigkeit von der Begattung (Versuch 4)

Die Mittelwerte und Variationsbreiten in 5 Versuchsgruppen

Versuchsgruppe	1	2	3	4	5
Stichprobenumfang n	15	10	15	12	11
Nt \bar{x} Δ	315 153—683	202 108—284	217 50—534	230 118—339	183 90—382
aMH \bar{x} Δ	95 20—290	67 25—107	94 26—358	54 10—125	100 39—285
rMH \bar{x} Δ	0,2816 0,070—0,543	0,3122 0,231—0,446	0,4611 0,189—0,670	0,2492 0,030—0,532	0,5165 0,239—0,881

Die statistische Auswertung mit der einfachen Varianzanalyse und daran anschliessendem Homogenitätstest gibt Signifikanz für die Unterschiede der rMH zwischen den Begattungsgruppen ($\alpha = 0,01$).

In Gruppe 3 wurden die Weibchen ebenfalls sofort nach der letzten Häutung isoliert, aber erst 8 Tage später, also mitten in der Reifeperiode mit mehreren Männchen zusammengebracht.

In den Gruppen 4 und 5 schliesslich wurden mehrere Weibchen unmittelbar nach ihrer letzten Häutung zusammen auf die gleiche Pflanze gebracht. Die Adultmännchen wurden 30 bzw. 50 Tage später im Überschuss zugesetzt. Diese Weibchen wurden erst bei Eiablagebeginn von ihrer gemeinsamen Pflanze abgelöst und zur Aufzucht ihrer Nachkommenschaft einzeln auf C-Stecklingen gehalten.

Alle Nachkommenschaften wurden wie bei den Versuchen 1a und 2a nach entsprechender Zeit ausgezählt. Versuchsanlage und Ergebnisse sind aus Tabelle 6 ersichtlich.

4. 2. DIE ABHÄNGIGKEIT DER SEX RATIO VON DER WIRTSPFLANZENART

Die Fertilitätsunterschiede der auf C und K gehaltenen Weibchen beweisen, dass zwischen diesen Wirtspflanzen qualitative oder (und) quantitative Unterschiede im Nahrungsangebot an *Pl. citri* bestehen, die für Untersuchungen über den Nahrungseinfluss auf die Sex Ratio benützt werden können.

Versuch 1 a: Die Sex Ratio in den Zuchtkolonien auf C und K.

TABELLE 7

Die Variabilität der Sex Ratio in den beiden Zuchtkolonien auf Coleus und Kartoffel (Versuch 1a)

Mittelwerte, Standardabweichungen und Variationsbreiten

	KARTOFFEL			COLEUS		
	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH
\bar{x}	292	118	0,4059	184	87	0,4823
s	106	45	0,0907	68	38	0,0910
Δ	111—572	20—213	0,106—0,503	69—358	38—162	0,349—0,683

Anhand der Auszählungsergebnisse der zweiten A-Stufe von Versuch 1 wird zunächst einmal geprüft, ob zwischen den B-Stufen (Wirtspflanzen K und C) bezüglich der rMH ebenfalls signifikante Unterschiede bestehen. Die Ergebnisse sind aus Tabelle 7 ersichtlich.

Der statistische Vergleich der Mittelwerte mit dem t-Test zeigt bei homogenen Varianzen bezüglich aller drei gemessenen Grössen signifikante Unterschiede zwischen den beiden Wirtspflanzen K und C.

Versuch 2 a: Die Sex Ratio bei unter speziell günstigen Verhältnissen aufgewachsenen Weibchen.

Die Auswertung der Auszählungsergebnisse an Nachkommenschaften von je 10 unter für die Fertilität speziell günstigen Umweltbedingungen auf K und C aufgewachsenen Weibchen (Versuch 2, 1. A-Stufe) zeigt im Gegensatz zu Versuch 1a keine Abhängigkeit der Sex Ratio von der Wirtspflanzenart. Die Auswertung der Ergebnisse ist in Tabelle 8 dargestellt.

TABELLE 8

Die Variabilität der Sex Ratio bei unter speziell günstigen Bedingungen aufgewachsenen Weibchen auf beiden Wirtspflanzen (Versuch 2a)

Mittelwerte, Standardabweichungen und Variationsbreiten

	KARTOFFEL			COLEUS		
	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH
\bar{x}	564	151	0,2594	407	92	0,2538
s	147	124	0,1363	145	60	0,1628
Δ	348—814	25—357	0,055—0,437	273—718	29—213	0,045—0,502

Im Gegensatz zu Versuch 1 a (Tabelle 7) sind bei gleicher statistischer Auswertung keine rMH-Unterschiede zwischen den beiden Wirtspflanzenarten festzustellen. Auffällig sind in diesem Versuch die geringe mittlere rMH sowie einige extrem tiefe rMH in einzelnen Nachkommenschaften auf beiden Wirtspflanzenarten (vgl. 9. 2.).

TABELLE 9

Die Variabilität der Sex Ratio auf K und C in verschiedenen Kolonien und zu verschiedenen Zeiten (Versuch 5)

Die Mittelwerte und Variationsbreiten in 6 Versuchsgruppen mit $n = 10$

A-Stufen	B-Stufen							
	KARTOFFEL				COLEUS			
	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH	Mittelwerte A-Stufen	
I	\bar{x} 314 Δ 97—471	134 62—197	0,4484 0,296—0,639	183 120—258	87 50—129	0,4710 0,376—0,593	Nt	rMH
II	\bar{x} 227 Δ 130—538	74 32—199	0,3438 0,171—0,708	171 103—257	74 42—106	0,4326 0,346—0,552	247	0,4597
III	\bar{x} 305 Δ 181—472	107 49—196	0,3477 0,240—0,475	153 105—210	69 41—102	0,4449 0,265—0,497	199	0,3882
B-Stufen Mittelwerte \bar{x}	281	105	0,3800	169	76	0,4495	229	0,3963

Versuch 5: Die Variabilität der Sex Ratio auf K und C in verschiedenen Kolonien und zu verschiedenen Zeiten

Im Anschluss an Versuch 1a wurden zu verschiedenen Jahreszeiten, Dezember, April, August, je einige Weibchen aus den beiden ursprünglichen Zuchtkolonien als P-Generation auf C-Stecklingen bzw. jungen K-Pflanzen isoliert und sich selbst überlassen. Die Weibchen der F_{21} wurden sodann bei Eiablagebeginn von dieser Pflanze abgelöst und 10 davon in zufälliger Auswahl zum Auszählen ihrer Nachkommen-schaften auf je eine weitere Pflanze der gleichen Art gebracht.

Die Versuchsanlage setzt sich aus 3 A-Stufen (Wiederholungen) und 2 B-Stufen (Wirtspflanzenarten) und 6 Stufenkombinationen (Kolonien) zusammen. Versuchsanlage und Ergebnisse sind in Tabelle 9 dargestellt.

Die statistische Auswertung mit der doppelten Varianzanalyse und anschliessendem Homogenitäts-Test (F-Test) ergibt keine Signifikanz für die Wechselwirkung. Die Unterschiede zwischen den A-Stufen (Wiederholung) sind mit $\alpha = 0,01$ signifikant, die Unterschiede zwischen den B-Stufen (Ernährungsgruppen) hingegen sind mit $F = 3,15$ bereits unter der 5% Signifikanzgrenze ($F_{0,05} (1/54) = 4,02$).

4. 3. DIE VARIABILITÄT DER SEX RATIO BEI KÜNSTLICHER ERNÄHRUNG DER WIRTSPFLANZE

Wie die Untersuchungen über den Einfluss der Wirtspflanzenart auf die Fertilität gezeigt haben, wird diese auch durch die Variabilität der Wirtspflanzen selbst beeinflusst. Eine Möglichkeit diese Variabilität zu steuern, bietet das Halten der Wirtspflanzen in Nährlösungen.

Versuch 6:

Im vorliegenden Versuch mit C-Stecklingen als Wirtspflanzen wurden folgende Variationen der Knopschen Pflanzennährlösung verwendet:

Nährlösung	Ionenkonzentration 10^{-3} Mol/l					
	NO_3'	$\text{H}_2\text{PO}_4'$	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	SO_4''
NPK	14,7	1,8	4,3	6,1	1,0	1,0
NK	14,0	—	4,0	5,0	1,0	1,0
NP	12,2	1,8	—	6,1	1,0	1,0
PK	—	1,8	1,8	2,5	1,0	3,5

Allen diesen Nährlösungen wurde FeSO_4 in Spuren zugesetzt.

TABELLE 10

*Die Variabilität der Sex Ratio bei unterschiedlicher
Ernährung der Wirtspflanze (Coleus) mit verschiedenen
Nährlösungen (Versuch 6)*

Die Mittelwerte und Variationsbreiten in 10 Versuchsgruppen mit $n = 10$

A-Stufen	B-Stufen						Mittelwerte A-Stufen		
	I			II					
	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH
NPK \bar{x} Δ	230 83—408	49 11—145	0,2018 0,045—0,355	214 112—306	76 51—107	0,3730 0,220—0,492	222,2	62,8	0,2874
NK \bar{x} Δ	234 108—394	46 2—135	0,1983 0,005—0,356	229 83—408	90 22—202	0,3665 0,202—0,509	231,4	67,8	0,2824
NP \bar{x} Δ	207 72—426	49 8—116	0,2362 0,100—0,424	182 16—311	62 6—125	0,3534 0,144—0,558	194,2	55,6	0,2948
PK \bar{x} Δ	258 163—343	57 18—173	0,2303 0,059—0,549	215 54—312	76 21—138	0,3721 0,147—0,519	239,0	66,9	0,3064
KON- TROLLE \bar{x} Δ	199 108—335	66 30—129	0,3312 0,150—0,530	246 105—362	97 46—190	0,4017 0,222—0,577	222,6	81,7	0,3664
Mittelwerte B-Stufen \bar{x}	225,6	53,3	0,2396	217,1	80,4	0,3733			

Die durch die Nährlösung bewirkten Unterschiede zu Kontrollpflanzen waren augenfällig. Die Nährlösungspflanzen waren allgemein zarter, ihre Blätter grüner und kleiner. Die Zahl der Blätter pro Pflanze und die Wachstumsgeschwindigkeit war bei der NPK-Lösung grösser als bei der Kontrolle und nahm in der Reihenfolge NPK-NK-NP-PK ab. Die Stecklinge der PK-Lösung waren klein, blätterarm und zeigten von der Bewurzelung weg deutliches Siechtum. Die individuellen Unterschiede zwischen Pflanzen der gleichen Nährlösung waren geringer als jene zwischen den Kontrollpflanzen.

Im eigentlichen Versuch über die Variabilität der Sex Ratio bei künstlicher Ernährung der Wirtspflanze wurden jeweils drei frisch gehäutete Weibchen aus der C-Kolonie auf eine dieser Pflanzen verbracht und bis zum Eiablagebeginn laufend mit Männchen versehen. Wiederum wie bei Versuch 2 wurden nur die Nachkommenschaften der bei Eiablagebeginn grössten Weibchen ausgezählt. Die Ergebnisse der ersten Versuchsserie (März, April) machten eine Wiederholung (Juni, Juli) notwendig, so dass sich schliesslich die aus Tabelle 10 zu entnehmende Versuchsanlage ergab.

Die Auswertung mit der doppelten Varianzanalyse und anschliessendem Homogenitätstest gibt bezüglich der rMH keine Signifikanz für Wechselwirkung und A-Stufen. Die B-Stufen (Wiederholungen) sind wiederum wie bei Versuch 5 bei $\alpha = 0,01$ hoch signifikant verschieden.

Die Fertilitätsunterschiede sind nicht signifikant, so dass die Fertilität beeinflussende Nahrungsunterschiede ausgeschlossen werden können. Der Unterschied der rMH zwischen Versuchsgruppen mit künstlicher Ernährung der Wirtspflanzen und der Kontrolle (beachte besonders 1. Versuchsreihe) erweist sich in der statistischen Überprüfung als nicht signifikant. Der rMH-Unterschied zwischen den Wiederholungen dagegen ist wie bei Versuch 5 signifikant ($\alpha = 0,01$).

4. 4. DIE ERGEBNISSE DER ÖKOLOGISCHEN UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE VARIABILITÄT DER SEX RATIO

Vor jedem Versuch, die im Zusammenhang mit verschiedenen Versuchsanordnungen festgestellten signifikanten rMH-Unterschiede zu interpretieren, ist zu überprüfen, ob die ebenfalls durch die Versuchsanordnungen verursachten Fertilitätsunterschiede einen Einfluss auf die Sex Ratio ausüben. Eine Möglichkeit dazu bietet das Bestimmen der Korrelationskoeffizienten zwischen Nt und rMH in den einzelnen Behandlungsgruppen. Im Vergleich dieser Korrelationskoeffizienten mit dem hypothetischen Wert $r = 0$

wird mit $\chi^2 = 23,55$ die Signifikanzschranke nicht überschritten. ($\chi^2_{0,05}(25) = 37,65$), dh. man darf annehmen, dass in den 25 Gruppen die Korrelationskoeffizienten nur zufällig von 0 verschieden sind. Es ist somit statistisch kein Einfluss der Fertilität auf die Sex Ratio festzustellen.

Die Untersuchungsergebnisse:

1. Versuch 4 über den Einfluss der Begattungsbedingungen auf die rMH zeigt signifikante Unterschiede, und zwar niedrige rMH bei einer Begattung sofort oder 30 Tage nach der Häutung und hohe rMH bei einer Begattung 8 bzw. 50 Tage nach der Häutung zum Adultweibchen. Die Unterschiede zwischen Versuch 2 *a* einerseits und den Versuchen 1 *a* und 5 andererseits können auf entsprechende Begattungsunterschiede zurückgeführt werden.
2. Der Vergleich der Wirtspflanzen K und C ergibt zweimal auf C eine höhere rMH als auf K. Der Unterschied ist in Versuch 1 *a* signifikant, nicht aber in Versuch 5. In Versuch 2 *a* sind die rMH auf beiden Wirtspflanzen annähernd gleich und extrem niedrig.
3. In Versuch 6 ist, unabhängig von der Zusammensetzung der Nährlösung, die rMH auf Nährlösungspflanzen etwas, statistisch jedoch nicht signifikant, niedriger als auf in Humus wurzelnden Kontrollpflanzen. Die allgemein niedrige rMH in diesem Versuch stimmt mit den Begattungsbedingungen überein.
4. Die Wiederholungen einzelner Versuchsgruppen (Versuche 5 und 6) zu verschiedenen Zeiten erbrachten statistisch signifikante Unterschiede der rMH in Funktion der Zeit, und zwar so, dass auf Grund der während zwei aufeinanderfolgenden Jahren gemachten Versuche nicht die Jahresperiodizität von Licht und Klima dafür verantwortlich gemacht werden kann.
5. Der rMH-Erwartungswert des Genotyps der Population kann durch das Gesamtmittel aller 303 Nachkommenschaften nicht abgeschätzt werden, da diese keine repräsentative Stichprobe für die Wirkung aller möglichen Umwelteinflüsse gemäss deren Beobachtungswahrscheinlichkeiten darstellen. Es ist jedoch auf Grund der Ergebnisse der verschiedenen Versuche anzunehmen, dass dieser Erwartungswert unter 0,5 liegt.

6. Die Reaktionsbreite der rMH, markiert durch die beobachteten Extremwerte in den Nachkommenschaften einzelner Weibchen, umfasst den Bereich 0,005—0,881. Im Vergleich dazu schwanken die Beobachtungswerte von JAMES zwischen 0,447 und 0,981 und jene von NELSON-REES zwischen rund 0,2 und 0,9.

Die Schlussfolgerungen:

Der teilweise signifikante Einfluss auf die Sex Ratio der hier und anderwärts geprüften Faktoren, Temperatur, Luftfeuchtigkeit,

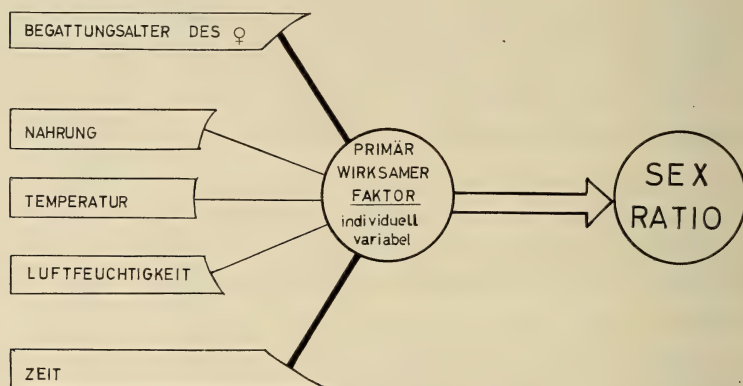


ABB. 2.

Der Einfluss der Umweltfaktoren auf die Sex Ratio.

Nahrung und Begattungsalter ist sekundärer Natur und berührt die individuelle, über das Mass des Zufälligen hinausgehende Variabilität der rMH einzelner Nachkommenschaften kaum. Das Gleiche gilt für den Einfluss der zwischen zwei Versuchswiederholungen verstrichenen Zeit. Um die grosse Variabilität von unter identischen Bedingungen sich fortpflanzenden Weibchen zu erklären, postulieren wir einen primär wirksamen Faktor oder Faktorenkomplex, der spätestens bei Eiablagebeginn die rMH in der Nachkommenschaft eines Weibchens bestimmt, individuell sehr variabel und von den oben erwähnten Faktoren, besonders von Begattungsalter und „Zeit“, abhängig ist. Eine Vorstellung von der Wirkweise und Abhängigkeit dieses Faktors oder Faktorenkomplexes soll das Schema auf Abbildung 2 vermitteln.

Obwohl die Existenz eines solchen Faktors im Einklang mit allen Ergebnissen bisheriger ökologischer Untersuchungen steht, sind konkrete Anhaltspunkte für seine Wirkweise spärlich. Zu solchen zählen wir seine starke Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Begattung und die im Zusammenhang mit dem Begattungsalter zu beobachtende Variabilität des Anteils männlicher Embryonen an der täglich abgelegten Eirate eines Weibchens. Auch die Variabilität der Sex Ratio, in Abhängigkeit der Zeit, ist in dieser Hinsicht bemerkenswert. Bei den anschliessenden cytologischen und histologischen Untersuchungen wird deshalb ein besonderes Augenmerk auf den Ablauf der Reifeperiode des Weibchens und die Folgen einer Begattung vor, während und nach dieser Periode zu halten sein. Angesichts der Evolution einiger Lecanoidenarten zu fakultativ und obligat parthenogenetischen Rassen und dem Auftreten unisexuell weiblicher Nachkommenschaften bei bisexuellen Arten im Tribus der Pseudococcini (JAMES) ist auch die Möglichkeit gynogenetischer Entwicklung (vgl. NUR und CHANDRA 1963) eines variablen Teils der Eier zu überprüfen.

5. HISTOLOGISCHE UND CYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN

Für diese Untersuchungen wurden Schnittpräparate von Männchen und Weibchen aller Altersstufen gemacht. Als Fixationsmittel dienten Bouin-Duboscq oder Carnoy. Gefärbt wurde mit Delafield-Erythrosin, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, Feulgen-Lichtgrün und Feulgen-Heidenhain. Einige Beobachtungen über die Entstehung der Spermienbündel wurden an Quetsch- und Lebendpräparaten mit Phasenkontrast gemacht. Die aus diesen Untersuchungen resultierenden Beobachtungen decken sich grösstenteils mit jenen von SCHRADER, HUGHES-SCHRADER und NUR (1962). Im Folgenden wird deshalb nur auf einzelne bis jetzt wenig beachtete Aspekte und einige Abweichungen eingegangen werden.

5. 1. DIE HISTOGENESE DER GESCHLECHTSORGANE IM VERLAUF DER POSTEMBRYONALENTWICKLUNG

Die Entwicklungsvorgänge, die zum extremen Sexualdimorphismus führen, sind bis heute einzig in ihrem äusseren Ablauf bekannt, weshalb die aus den Untersuchungen über Spermatogenese

und Oogenese resultierenden Einblicke in die Postembryonalentwicklung nicht übergangen werden sollen.

Im Erstlarvenstadium sind die Geschlechter nur auf Grund der besonderen Kernstruktur der Männchen zu unterscheiden, die je nach Art und Gewebe verschieden deutlich ist und sich nie auf die polyploiden Kerne der Mycetocyten erstreckt. (SCHRADER 1921, 1923). Unsere eigenen Untersuchungen an feulgengefärbten Präparaten zeigen, dass bei *Pl. citri* nicht alle Gewebe der Männchen die männchentypische Kernstruktur aufweisen. Diese ist in der Epidermis und allen epidermalen Bildungen, in Zentralnervensystem, in Ösophag und Enddarm, in der larvalen Muskulatur und in den Genitalleisten vorhanden, fehlt jedoch den wahrscheinlich polyploiden Kernen des Mitteldarmes und der Malpighigefässe, der Muskulatur der Imago (Thoraxmuskulatur) und im Fettgewebe. In der Filterkammer, entsprechend ihrem Aufbau aus Ösophag, Mittel- und Enddarm sind beide Kernarten festzustellen. Unter den Önocyten wurden solche mit normalen, und solche mit Männchenkernen gefunden. Anatomisch stimmen Männchen und Weibchen in Bezug auf Lage und Ausdehnung der Genitalleisten anfänglich überein. Erst die Ausdifferenzierung der Genitalstränge bringt geschlechtliche Unterschiede mit sich. Während diese beim Männchen nur in caudaler Richtung auswachsen, strecken sie sich beim Weibchen eingesenkt in die Genitalleisten auch in cranialer Richtung. Die Genitalleiste selbst bleibt in dieser Zeit ein unstrukturierter Verband sich rege mitotisch teilender Zellen.

Noch zu Beginn des Zweitlarvenstadiums unterscheiden sich die Geschlechter äusserlich nicht; ihre Differenzierung schreitet aber rasch voran und ist bereits vor der zweiten Häutung auch äusserlich sichtbar. Die Larven behalten ihre Larvengestalt, vom Grössenwachstum abgesehen, bei. Die Verbindung der vom 8. Abdomalsegment heranwachsenden epidermalen Vaginaanlage mit den beiden noch massiven Genitalsträngen kommt gegen Ende dieses Stadiums nahe der Ovarien zustande. Die Umwandlungen in der männlichen Zweitlarve sind einschneidender und zeichnen sich auch äusserlich ab. Die paarigen Hoden, je aus einem Follikel bestehend, wachsen vergleichsweise stärker heran als die Ovarien und bereits mitte Zweitlarvenstadium setzen gleichzeitig für alle Spermatogonien die Reifeteilungen ein. Die Genitalstränge erstrecken sich weiter caudalwärts als beim Weibchen. Sie verwachsen ebenfalls

gegen Ende des Stadiums mit der im Vergleich zur Vaginaanlage kleinen Anlage des männlichen Begattungsapparates im neunten Abdominalsegment. In der Mitte zwischen Geschlechtsöffnung und Hoden sind bereits die zukünftigen Samenblasen als Verdickungen der Genitalstränge zu erkennen. Gleichzeitig treten auch die Flügelanlagen hervor. Da die männliche Zweitlarve im Gegensatz zur weiblichen keine Stechborstenanlagen mehr besitzt, ist die zweite Häutung mit dem endgültigen Verlust der Stechborsten verbunden.

Das Drittlarvenstadium der Weibchen ist wie das Zweitlarvenstadium lediglich mit einem die Proportionen etwas verschiebenden Grössenwachstum verbunden. Das Lumen der Geschlechtswege öffnet sich von der Vaginamündung gegen die Ovarien fortschreitend, während in deren caudalem Bereich die ersten Ansätze zur Ausdifferenzierung von Ovariolen festzustellen sind. Die Vagina selbst ist durch die Larvencuticula nach aussen noch verschlossen und die drei accessorischen Drüsen und das Receptaculum seminis sind vorerst nur massive der Vaginawand aufsitzende Anlagen. In der männlichen Drittlarve setzt im Anschluss an den Stechborstenverlust eine langsame Autolyse des gesamten Ernährungssystems inklusive Mycetom ein, die jedoch nie zum vollständigen Verschwinden dieser Organe führt. Gleichzeitig werden die imaginalen Ocellen, nach PFLUGFELDER (1936) unioorneale Facettenaugen und die entsprechenden Lobi optici angelegt, die jetzt als Körperanhänge äusserlich sichtbaren Flügelanlagen vergrössert und die Umgestaltung des Thorax und der Thoraxmuskulatur eingeleitet. Die Samenblasen wachsen stark heran, sind aber wie die Spermidukte noch immer massiv. Die Hoden, deren Grössenwachstum bereits mitte Zweitlarvenstadium abgeschlossen ist, durchlaufen während der jetzt einsetzenden Spermiogenese erhebliche Gestaltumwandlungen.

Nach der dritten Häutung ist das Weibchen adult. Äusserlich ist es hauptsächlich dank der Grösse, etwas veränderter Proportionen und einer Zahl von acht Antennengliedern von den Larvenstadien zu unterscheiden. Während das Gewicht der Weibchen zwischen den Larvenhäutungen jeweilen um das drei- bis fünffache anwächst, steigt das Gewicht im Zeitraum zwischen letzter Häutung und Eiablagebeginn um das zehn- bis dreissigfache. Dieses enorme Wachstum ist allein auf die erst jetzt in grossem Ausmass einset-

zende Histogenese der Ovariolen zurückzuführen. Auch die Ovidukte treten erst in diesem Zeitpunkt in ihre letzte Entwicklungsphase. Nach der letzten Häutung sind kaum individuelle

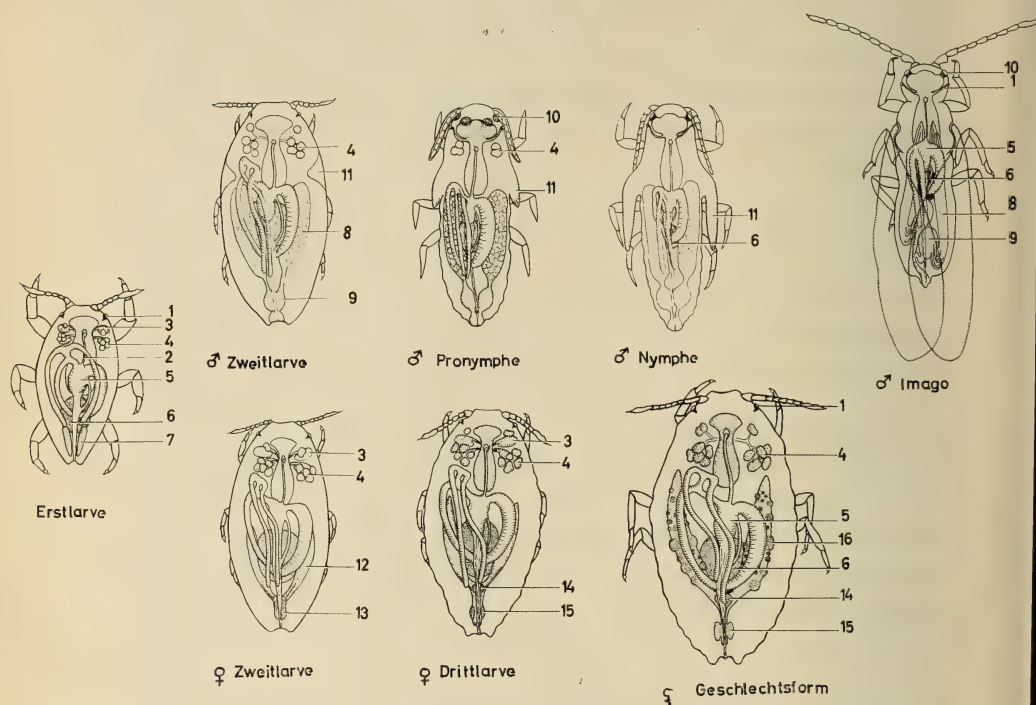


ABB. 3.

Die Postembryonalentwicklung von *Pl. citri*.

- | | | |
|------------------------|-----------------------|--|
| 1. Larvale Ocellen | 7. Gonaden | 13. Vagina |
| 2. Zentralnervensystem | 8. Hoden | 14. Receptaculum seminis |
| 3. Stechborstenanlagen | 9. Samenblasen | 15. Accessorische Drüsen |
| 4. Speicheldrüsen | 10. Imaginale Ocellen | 16. Junge Ovariolen im frisch gehäuteten Weibchen. |
| 5. Darmsystem | 11. Flügelanlagen | |
| 6. Mycetom | 12. Ovarien | |

Erstlarve ca. 50 ×, alle andern Stadien ca. 35 × vergrößert.

Unterschiede in der Reife der Ovarien festzustellen, weshalb angesichts der grossen zeitlichen Variabilität der Entwicklung bei unseren Untersuchungen über den Einfluss des Begattungsalters nicht der Augenblick der Eiablage sondern jener der Häutung zur weiblichen Imago als Bezugsmoment gewählt wurde.

Im Viertlarvenstadium des Männchens, dem Nymphenstadium, treten die Flügelanlagen noch stärker hervor und die Thoraxmus-

kulatur wird vollendet. Ebenso werden die imaginalen Ocellen fertig ausgebildet und treten in Kontakt mit den Lobi optici. Die Hoden dehnen sich stark in die Länge, während in der Mitte für kurze Zeit eine bauchige Verdickung zurückbleibt. Das Lumen der Spermidukte öffnet sich und die Samenblasen erhalten nach Auflösung der inneren Zellen eine schwammige, blasige Struktur. Nach der vierten und letzten Häutung verbleibt das adulte Männchen noch 2—4 Tage in seiner Flaumhülle, während Flügel- und Thoraxmuskulatur, Antennen und Augen, Geschlechtsorgane und Geschlechtsprodukte die zur Begattung nötige Funktionsfähigkeit erlangen.

5. 2. DIE SPERMATOGENESE

Der Verlauf der Reifeteilungen und der Beginn der Spermiogenese ist von SCHRADER erstmals beschrieben und von HUGHES-SCHRADER in der heute geltenden Art interpretiert worden. Klarheit über den komplizierten Verlauf der Spermiogenese und die Vereinigung der Spermien in speziellen, oft für Spermien angesehenen Spermienbündeln brachten aber erst die Untersuchungen von NUR (1962) an *Ps. obscurus*. Unsere entsprechenden Untersuchungen an *Pl. citri*, noch in Unkenntnis der Arbeit von NUR begonnen, zeigen die gleichen Ergebnisse, weshalb im Folgenden nur einige ergänzende Einzelheiten angeführt seien.

Die Spermiogenese erstreckt sich über Pronymphen- und Nymphenstadium und wird erst in der auf die Häutung zur Imago folgenden mehrtägigen Ruhephase abgeschlossen. Sie verläuft parallel in allen Spermatocysten, aber nicht streng synchron mit der Postembryonalentwicklung. In jeder der 16 Vierkern-spermatiden einer Cyste sind zwei Kerne feulgennegativ und zeigen auch mit andern Kernfarbstoffen (Eisenhämatoxylin n. Heidenhain, Carminessigsäure n. Schneider) nur schwache Farbreaktionen. Die beiden andern, aus den heterochromatischen Chromosomen gebildeten Kerne sind stark kondensiert und feulgenpositiv. Die nur von den feulgennegativen Kernen ausgebildeten 32 Spermienfäden einer Cyste legen sich von innen an die Cystenwand und folgen ihr in mehreren Umgängen, die alle in einem äquatoriellen Gürtel zusammenlaufen. Meist gleichzeitig mit dem Übergang von Pronymphe zu Nymphe strecken sich die nebeneinander liegenden

Windungen der Spermienfäden aus und dehnen die Cyste in der Längsrichtung des Hodenfollikels. Zugleich oder schon vorher geht der Zusammenhang der Spermienfäden mit den Spermatidenresten und den darin zurückbleibenden, noch immer feulgenpositiven Kernen verloren. Diese bilden zusammen mit der Cystenwandung die dicke mit Kernen und Chromatinbrocken durchsetzte Scheide des wellenförmig gekrümmten Spermienbündels. Sobald die Cysten sich annähernd auf Hodenfollikellänge ausgestreckt haben, bahnt sich von den zentral angeordneten Spermienfäden ausgehend eine Längsteilung der Cysten an. Anschliessend wächst der Hodenfollikel selbst etwas in die Länge und die an seinen beiden Enden aufsitzenden Zellhaufen entwickeln sich zu haubenartigen, drüsigen Verlängerungen des Follikels. Die halbierten Spermienbündel verschieben sich nach den beiden Follikelenden und die nun über die Spermien in beiden Richtungen hinausragenden Bündelscheiden formen sich in den Follikelhauben zu den typischen Spiralköpfen. In der Mitte bleibt der Hodenfollikel noch bis ins Imaginalstadium hinein bauchig verdickt. Hier liegen die Enden der Spermienbündel und verkümmern einzelne aus dem Cystenverband ausgestossene Spermatiden, oder ganze auf früheren Stufen stehengebliebene Cysten. Nach Abschluss der Ruheperiode der jungen Imago sind die beiden Hodenfollikel ca. 600 μ lange und 30 μ dicke, an beiden Enden spitz zulaufende, dicht mit Spermienbündeln gepackte Schläuche. Die genaue Struktur der Spermienbündel ist jetzt am besten an carminessigsäuregefärbten Präparaten zu erkennen. Der Spiralkopf ist ca. 70 μ lang und bis auf wenige kleine Chromatinbröcklein ungefärbt. Im ca. 230 μ langen Mittelstück liegen eng verzwirrt die 16 Spermienfäden, welche mit Carminessigsäure gut angefärbt sind. Im ca. 50 μ langen, wiederum ungefärbten Endstück liegen viele feine Chromatinbröcklein und einige grössere Chromatinschollen, die wohl die Überreste der zurückgebliebenen Spermatidenkerne oder der Cystenwandkerne darstellen. Die Zahl dieser Chromatinschollen ist von Bündel zu Bündel verschieden. Aus dem Spermienbündel künstlich befreite Spermien sind in einem Viertel (Vorderende?) gestreckt und im übrigen Teil leicht gewellt. Eine andere Gliederung in der Längsachse ist nicht festzustellen, und bei im Ovidukt aus dem Spermienbündel befreiten Spermien kann nicht einmal diese beobachtet werden. Sowohl die Spermienbündel als auch die Spermien zeigen

in Ringerlösung schlängelnde und drehende Eigenbewegung. Versuche, einzelne Spermienbündel und Spermienfäden mit Feulgen zu färben, verliefen negativ; auch die grossen Chromatinschollen im Spermienbündelende sind jetzt feulgennegativ.

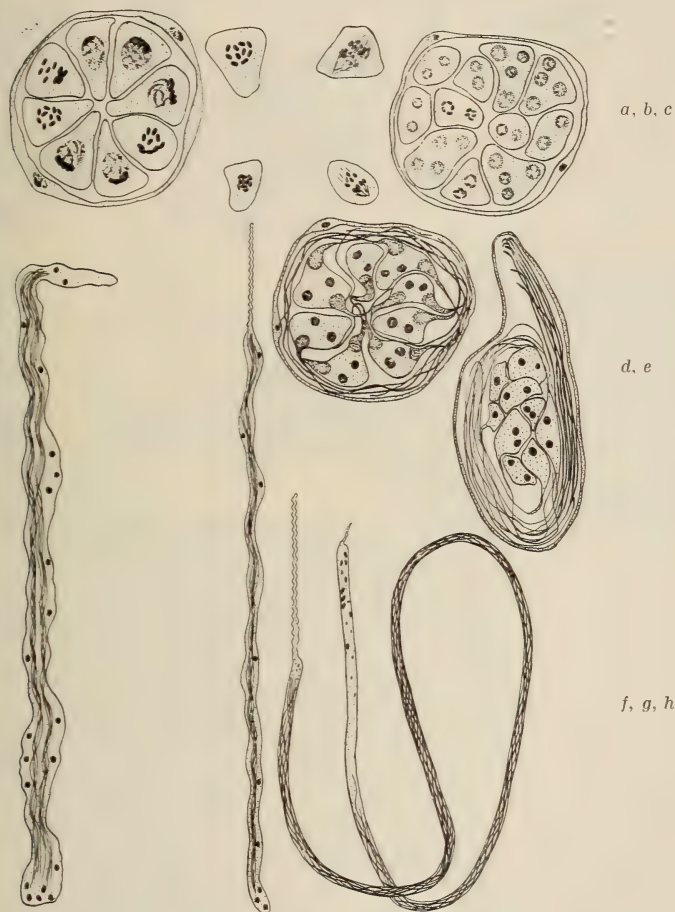


ABB. 4.

Die Spermatogenese.

- | | |
|----------------|---|
| a) Zweitlarve: | Spermatocyste mit Spermatocyten I. |
| b) „: | Oben Äquationsteilung, unten Reduktionsteilung. |
| c) „ spät: | Verschmelzen der 32 Zweikern- zu 16 Vierkern-Spermatiden. |
| d) „: | Auswachsen von zwei Spermien pro Vierkern-Spermatide. |
| e) Pronymphe: | Längsdehnung der Cyste. |
| f) Nymphe: | Cyste gestreckt, vor Längsteilung. |
| g) „: | Spermienbündel mit 16 Spermien. |
| h) Imago: | Begattungsbereites Spermienbündel. |

a)-c) ca. 2500 \times , f)-h) ca. 900 \times vergrössert.

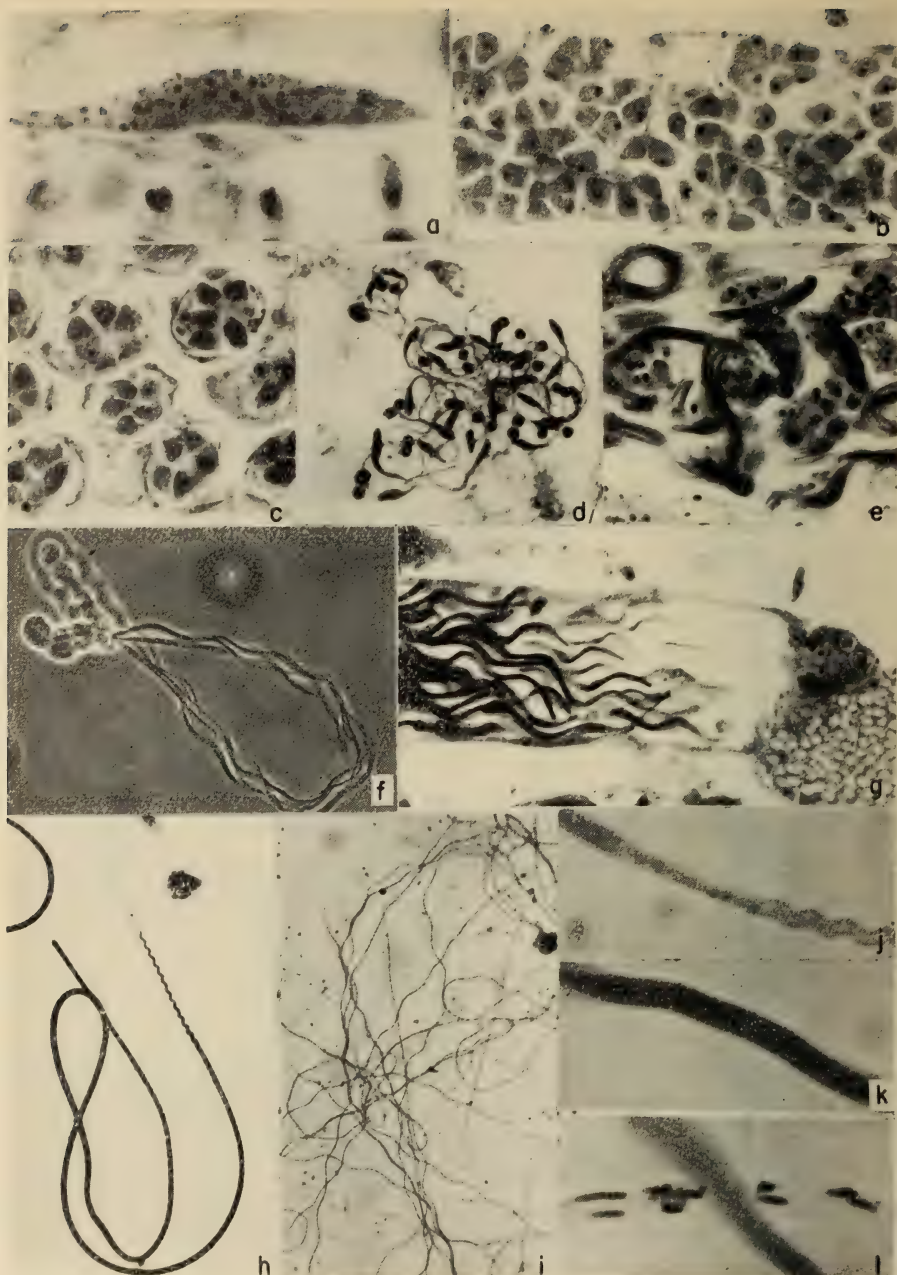


ABB. 5.

Die Spermatogenese.

- | | |
|----------------|---|
| a) Erstlarve: | Hoden. |
| b) Zweitlarve: | Reifeteilungen der Spermatocyten in den Spermatocysten. |
| c) „ „ spät: | Auwachsen der Spermien aus Vierkern-Spermatiden. |
| d) „ „ „ | Auwachsen der Spermien aus Vierkern-Spermatiden (Quetschpräp.). |
| e) Pronympe: | Längsdehnung der Cysten. |
| f) Nympe: | Cyste vor Längsteilung (Vitalpräparat, Phasenkontrast). |
| g) „ | Hodenfollikel, rechts: Follikelhaube vor Auswachsen und Samenblase. |
| h) Imago: | Begattungsreifes Spermienbündel. |
| i) „ | Spermien. |
| j) „ | Übergang Spiralkopf-Mittelstück. |
| k) „ | Mittelstück. |
| l) „ | Endstück. |

a)-e), g) ca. 600 \times , f), h), i) ca. 300 \times und j)-l) ca. 1200 \times vergrößert.

5. 3. DIE HISTOGENESE DER OVARIOLEN UND DIE OOGENESE

Das erste als solches erkennbare Entwicklungsstadium einer Ovariole sieht einer jungen Spermatocyste ähnlich und tritt erstmals in wenigen Exemplaren Ende Drittlarvenstadium auf. Erst nach der Häutung zur Imago setzt die Histogenese der Ovariole richtig ein und erreicht in raschem (wirtspflanzenabhängig) Anstieg ein erstes Maximum, das, sofern die Begattung im gleichen Zeitraum erfolgt, für 4—8 Tage beibehalten wird. Bei Ausbleiben der Begattung in dieser ersten Periode erfolgt 15—25 Tage später, zugleich mit der Degeneration der ersten Ovariole und Eiserie, ein weiteres Maximum. Bei Eiablagebeginn ist in der Regel das undifferenzierte Keim- und Hilfgewebe entlang der Ovidukte aufgebraucht. Von den 6-8 Oogonien einer „Oocyste“ entwickeln sich 5—7 zu Nährzellen und eine zur Oocyte I, während die Hüllzellen der „Oocyste“ das Ei und Nährkammer umhüllende Follikel-epithel und den Ovariolenstiel bilden. Anfänglich sind alle Oogonienkerne einer Oocyste feulgenpositiv und zeigen ein gleichmässiges Wachstum. Sobald sich die Oocyte von den Nährzellen absondert, reagiert ihr Kern feulgennegativ und verliert auch sonst seine gute Färbbarkeit. Bei Abschluss der Wachstumsphase, gekennzeichnet durch Degeneration der Nährkammer und Eindringen der Symbiontenballen liegt der Kern blasig aufgetrieben am Rand der Eizelle ungefähr in der Mitte zwischen Nährkammer und Ovariolenstiel. In diesem Zeitraum, nicht streng koordiniert mit dem Eindringen der Symbionten, fällt die erste sichtbare Phase der Reifeteilungen. Sie zeigt die Chromosomen bereits in zwei Chromatiden gespalten in einer End- zu Endassoziiierung. Kreuzförmige Tetraden wurden im Gegensatz zu SCHRADER keine beobachtet. Der Verlauf der Reifeteilungen ist in Abb. 7. dargestellt. Bei unbegatteten Weibchen verbleibt der Oocytenkern bis zur Begattung oder der Degeneration der Eizelle in der Pro- oder Metaphase. Erst nach der Begattung, aber unabhängig von der Besamung beginnt die Anaphase I. So wurden bei fünf unbegatteten Weibchen neben 12 Pro- und 17 Metaphasen keine Anaphasen und bei 20 begatteten Weibchen neben 44 Pro- und 17 Metaphasen auch 12 Anaphasen I beobachtet. Nur in einem einzigen Fall konnte eine Anaphase II mit einer der Anaphase I vergleichbaren Spindelfigur festgestellt werden, während in den andern Fällen

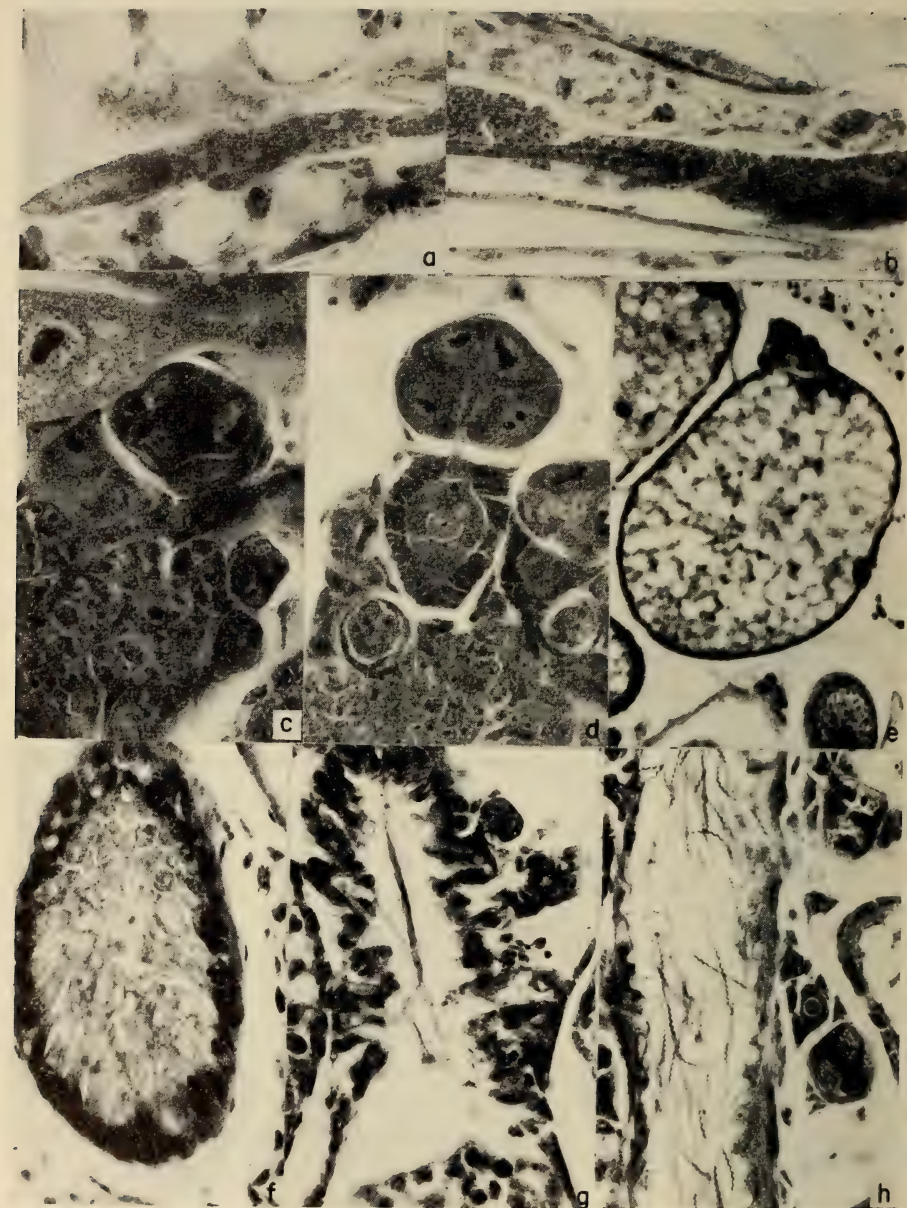


ABB. 6.

Histogenese der Ovariolen und Ovidukte.

- | | | |
|------|------------------|--|
| a) | Erstlarve: | Ovarium. |
| b) | Zweitlarve spät: | Ovarium, Genitalstrang, Vaginaanlage. |
| c-d) | Adultweibchen: | Junge Ovariolen und Keimgewebe. |
| e) | " | Oocyte I, oben Nährkammer degenerierend, Symbiontenballen eindringend, rechts Oocytenkern. |
| f) | " | Uterus mit sekretbeladenen Epithelzellen. |
| g) | " | Ovidukt mit aufgelöstem Spermienbündel. |
| h) | " | Ovidukt mit Spiralköpfen und Spermien. |

a)-d) ca. 600 \times , e) ca. 200 \times , f)-h) ca. 250 \times vergrößert.

das Auseinanderweichen der Chromosomen in lockerem ungeordnetem Verband vor sich zu gehen scheint. Die Teilungsbilder gleichen den von SCHRADER und THOMSEN wieder-gegebenen. Ebenfalls nur einmal wurde ein Anaphasebeginn des Polkernes I beobachtet, nie aber eine Teilung. Beide Polkerne liegen nach Abschluss der Reifeteilungen in einem gemeinsamen, sich vom Periplasma unterscheidenden Plasmabezirk an der Peripherie des Eies. Während die fünf Chromosomen im Polkern II sich sofort nach der Teilung auflösen, bleiben die zehn Chromosomen des Polkerns I über die Befruchtung und die erste Furchungsteilung hinaus kondensiert.

5. 4. BEGATTUNG, BESAMUNG, BEFRUCHTUNG UND ERSTE FURCHUNGSTEILUNGEN

Die Geschlechtswege durchlaufen nach der letzten Häutung des Weibchens noch verschiedene Entwicklungsstadien, die für das Schicksal der Spermienbündel, die Oogenese und die Besamung von Bedeutung zu sein scheinen. Unmittelbar nach der Häutung ist nur die Vagina bis zur Vereinigung mit den beiden Ovidukten geöffnet, indess die Ovidukte selbst noch als massive Stränge die Ovarien durchziehen, in welchen in zunehmendem Masse die Ovariolen ausdifferenzieren. Findet die Begattung schon in diesem Zeitpunkt statt, so werden die Spermien zunächst in der im Folgenden stets Uterus genannten Vereinigungsstelle der beiden Ovidukte mit der Vagina zurückgehalten. Sobald das Receptaculum seminis aufnahmebereit ist, wird ein Teil der Spermienbündel auch dort aufgenommen. 2—3 Tage nach der Häutung treten Uterus und Ovidukte in ihre letzte Entwicklungsphase vor der Eiablage. Ihre Epithelzellen nehmen drüsigen Charakter an und erfüllen mit den rasch heranwachsenden sekret-speichernden Zellkuppen das ganze Lumen, so noch immer den Eintritt der Spermienbündel in die Ovidukte behindernd. Zugleich mit dem Zerfall der sekretbeladenen Zellkuppen dringen die Spermienbündel dann in variabler Zahl in die Ovidukte vor, wo sie im Gegensatz zu den Spermienbündeln von *Ps. obscurus* (NUR) mit Ausnahme der Spiralköpfe gänzlich aufgelöst werden. Frühestens sechs Tage nach der Häutung sind zusammen mit den ersten freien Spermienfäden in den Ovidukten die ersten Anaphasen I

in den Oocyten zu beobachten. Die Histogenese der Geschlechtswege ist wie jene der Ovariolen nach der Häutung zeitlich von der Wirtspflanzenart bzw. der Ernährung abhängig. Werden die Weibchen nicht begattet, so wird die drüsige Struktur des Uterus-Epithels selbst bei extremem Überaltern beibehalten. Hat schliesslich doch eine Begattung stattgefunden, so stauen sich auch jetzt die Spermienbündel vorerst am Eingang in die Ovidukte. Die ersten Anaphasen sind schon vor Auflösung der Spermienbündel zu beobachten und die Eiablage beginnt bereits zwei Tage nach der Begattung, bevor alle Epithelzellen im Uterus ihre Sekrete ausgestossen haben. Die abgelegten Embryonen stehen in diesem Falle, wie bereits früher festgestellt worden ist, noch ganz am Anfang ihrer Entwicklung. Gegen Ende der Eiablage sind in allen Abschnitten der Ovidukte reichlich Spiralköpfe, jedoch nur wenig Spermien und keine intakten Spermienbündel mehr zu finden, während das Receptaculum seminis meist noch von zusammen verklebten Spermienbündeln erfüllt ist.

Das Eindringen eines Spermienfadens in die Eizelle konnte nicht beobachtet werden, obschon in den Ovariolenstielen sehr häufig Spermienfäden zu sehen sind. Das Chorion wird während der Prophase I vom Follikelepithel sezerniert und zeigt bereits zu Beginn der Anaphase I seine endgültige Struktur. Bei in Prophase I überalterten Eiern behält das Chorion die für die Sekretionsphase typische Struktur bei. Eine Mikropyle wurde nicht festgestellt. Auf Grund der Lage und des zeitlichen Auftretens von Spermien im Ei sind zwei verschiedene Formen der Besamung denkbar. Im einen Falle liegt das Spermium als verkürzter und etwas verdickter Faden bereits vor Abschluss der Reifeteilungen inmitten eines Plasmahofes im Eiinnern (bei 8 kurz vor oder bei Eiablagebeginn fixierten Weibchen 11 mal beobachtet). Am untern Ende des Eies, dem Ansatz des Ovariolenstiels gegenüber, ist das Periplasma anfänglich etwas verdickt und es wäre in diesem Falle möglich, dass das Spermium hier durch das in Bildung begriffene Chorion eingedrungen und von diesem Plasma umgeben gegen die Eimitte vorgerückt ist. Im zweiten Falle (eine Beobachtung) liegt bereits während der zweiten Reifeteilung ein Spermium in Windungen verschlungen im Plasmabezirk des Polkerns I, weshalb es auch möglich wäre, dass der Polkernbezirk die Einlasspforte für die Spermien bildet.

Nach Abschluss der Reifeteilungen bewegt sich der weibliche Vorkern in Richtung Eizentrum, wo sich das Spermium inzwischen zum männlichen Vorkern umgewandelt hat. Die Kontaktaufnahme und Verschmelzung der beiden Vorkerne ist recht häufig zu sehen, ohne dass dabei auch nur eine Andeutung eines Spermasters gefunden wird. Zu Beginn ihrer Kontaktaufnahme haben beide das Aussehen von aufgeblasenen Interphasekernen. Mit der Auflösung der Kernmembran an der Kontaktstelle kondensieren sich die Chromosomen vorerst zu langen, gut gefärbten (Eisenhämatoxylin nach Heidenhain) Fäden. Verkürzung der Chromosomen und völliger Abbau der Kernmembranen führen schliesslich zur Vereinigung der beiden Chromosomensätze in der Metaphasenplatte der ersten Furchungsteilung. Centrosomen wurden weder während der Reifeteilungen noch der Befruchtung beobachtet, sind aber bei Spindeln späterer Furchungsteilungen wieder eindeutig vorhanden.

In Zusammenhang mit Besamung und Befruchtung ist ein weiteres Phänomen besonders erwähnenswert. Während im Eiinnern entweder zwei Kerne in Annäherung, die Befruchtung oder gar die ersten Furchungsteilungen zu sehen sind, kann in der Polkernregion ein weiterer, selten sogar ein zweiter Spermienfaden festgestellt werden, der sich ihr in Windungen einfügt. (Bei 7 kurz vor oder bei Eiablagebeginn fixierten Weibchen 20 mal beobachtet.) In keinem Falle wurden Spermienfäden im Eizentrum und in der Polkernregion gleichzeitig beobachtet. Um die Bedeutung der Polkernbesamung abzuklären, wurde die Entwicklung der Zygote etwas weiter verfolgt. Die ersten Furchungsteilungen erfolgen für alle Kerne synchron in normalem Rhythmus von Interphase und Mitose. Im Vierkernstadium sind auch die zehn Chromosomen des Polkerns I aufgelöst und beide Polkerne im Begriff miteinander zu verschmelzen. Leider fehlen Beobachtungen von der Umwandlung des Spermiums in der Polkernregion in der Zwischenzeit, und in diesem Stadium konnten keine Unterschiede zwischen den Polkernen verschiedener Eier festgestellt werden, die auf „Befruchtung“ der einen schliessen liessen. Während der Interphase der Furchungskerne im Achtkernstadium durchläuft der Polkern seine erste Mitose, die selten beobachtet wurde. In keinem der Fälle war es möglich die Chromosomenzahl exakt zu bestimmen. Während der Interphase der Furchungskerne im 16-Kernstadium

durchlaufen die beiden Polkernderivate ihre zweite Mitose. Auch hier war die Chromosomenzahl nicht genau zu bestimmen.

Bei Feulgenfärbung sind männliche und weibliche Embryonen frühestens zu Beginn der Differenzierung des Blastoderms in

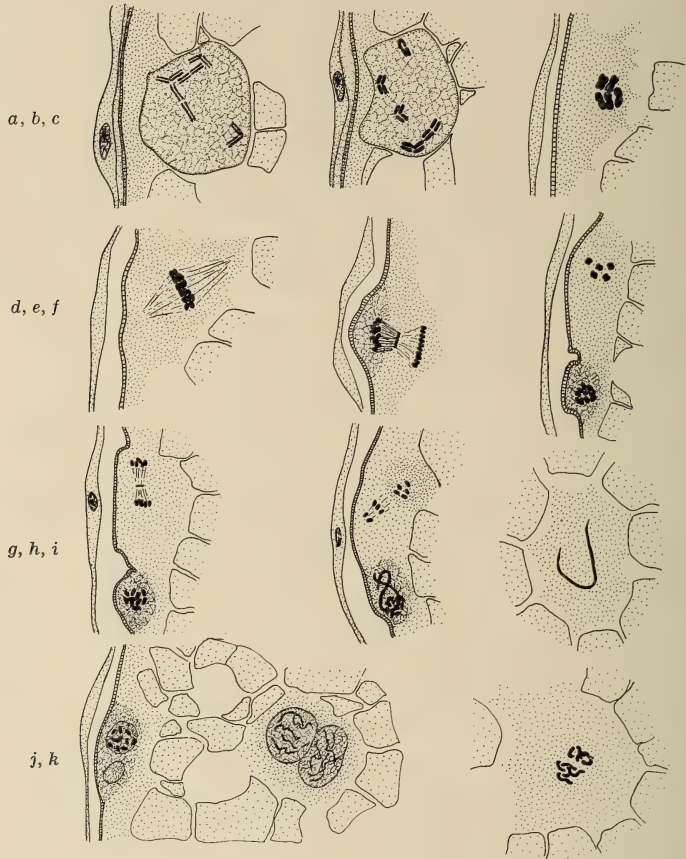


ABB. 7.

Reifeteilungen der Oocyten und Befruchtung.

- a-b) Prophasen I, Chromosomentetraden, End zu End Paarung.
- c) Prophase-Metaphase I, Einordnung der Tetraden in Metaphasenplatte.
- d) Metaphase-Anaphase I.
- e) Anaphase I.
- f) Polkern I und Metaphase II, sekundäre Chromosomenpaarung.
- g) Anaphase II.
- h) Telophase II, Polkern I mit Spermium.
- i) Spermium im Eizentrum.
- j) Beginn der Befruchtung, links Polkernregion mit den Polkernen I und II.
- k) Einstellen der Chromosomen in Metaphasenplatte der ersten Furchungsteilung.

a)-k) ca. 1000 \times vergrößert.

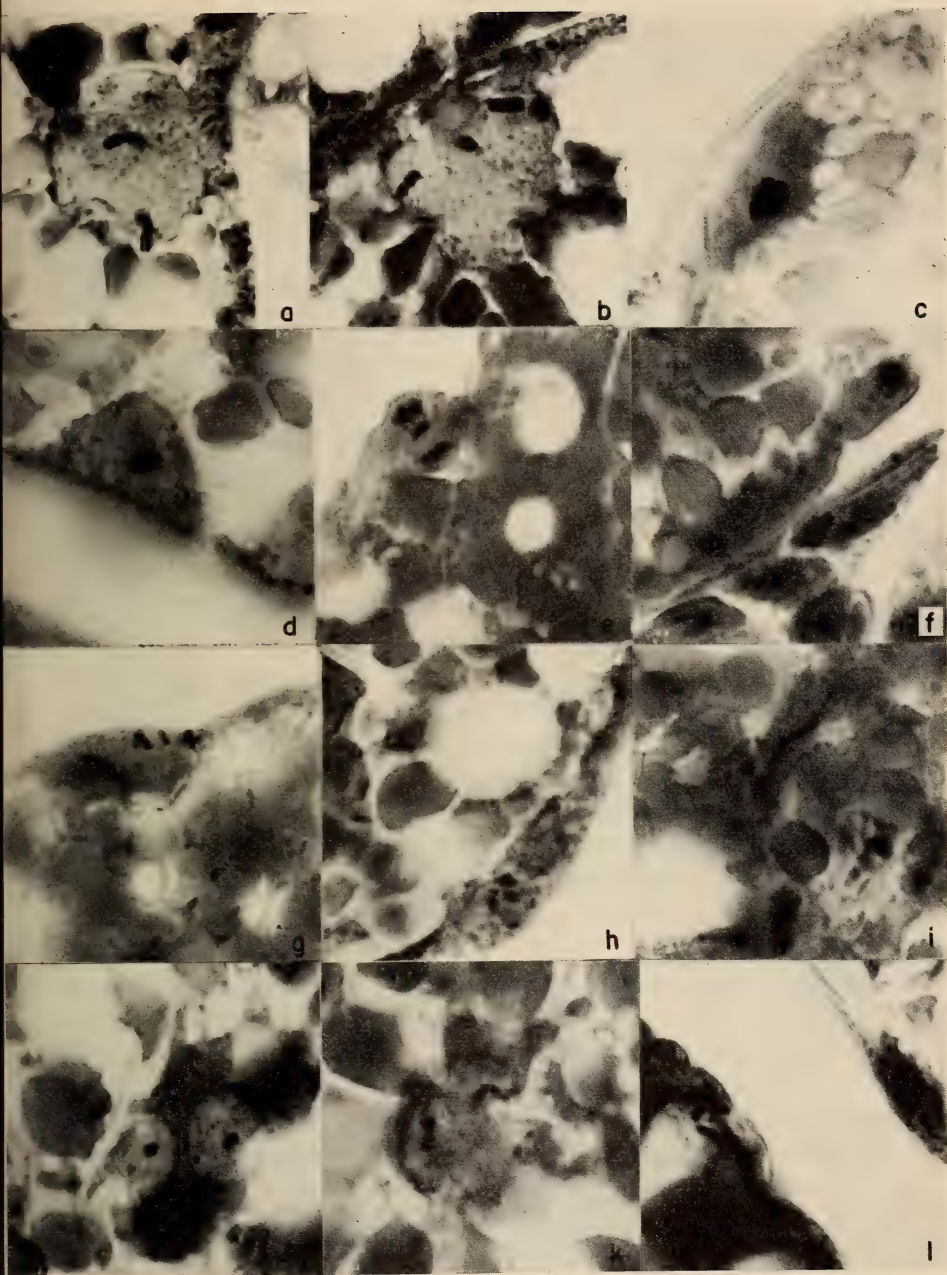


ABB. 8.

Reifeteilungen der Oocyten und Befruchtung.

- | | | | |
|------|---|----|----------------------------|
| a-b) | Prophasen I. | g) | Anaphase II. |
| c) | Prophase-Metaphase I. | h) | Polkerne I und II. |
| d) | Metaphase-Anaphase I. | i) | Spermium im Eizentrum. |
| e) | Anaphase I. | j) | Vorkerne in Annäherung. |
| f) | Telophase I-Metaphase II; rechts: Polkern I,
links unten: sekundäre Chromosomen-
paarung. | k) | Befruchtungsbeginn. |
| | | l) | Spermium in Polkernregion. |

a)-l) ca. 1000 \times vergrößert.

Keimanlage und Serosa eindeutig zu unterscheiden. Erst in diesem Zeitpunkt sind auch die Interphasenkerne feulgenpositiv und zeigen beim Männchen die typische Unterteilung des Kerns in einen konzentrierten, heterochromatischen und einen aufgelockerten, euchromatischen Anteil. Es ist jedoch anzunehmen, dass die Entscheidung Männchen oder Weibchen bereits früher erfolgt. So wurden z.B. unter den vier als eindeutig erkannten 16-Kernstadien in einem Fall neben 14 normalen Interphasekernen zwei anscheinend haploide Kerne, d.h. Kerne mit fünf kondensierten Chromosomen beobachtet, die Ausdruck einer männchentypischen vorzeitigen Kondensierung sein können. Im Übrigen zeigt bereits der Überblick über die Embryonalentwicklung der Männchen, der schon bei oberflächlichem Betrachten von Schnitten durch eiablagereife Weibchen gewonnen werden kann, dass die in 5. 1. festgestellte normale Kernstruktur von Mitteldarm, Malpighigefäße, Thoraxmuskulatur und Fettgewebe beim Männchen sekundärer Natur ist. Nur Mycetocytenkerne und die Dotterkerne sind in keiner Phase der männlichen Embryonalentwicklung männchentypisch.

Zum Schluss sei noch darauf hingewiesen, dass bei überalterten Weibchen in einzelnen Oocyten bei Beginn der Degeneration ein und manchmal sogar mehrere hochpolyploide Kerne auftreten, die auf eine unregelmäßige endo- und amitotische Tätigkeit des Oocytenkerns schließen lassen, oder, weniger wahrscheinlich, eingewanderte Kerne des Follikelepithels darstellen.

5. 5. DIE ERGEBNISSE DER HISTOLOGISCHEN UND CYTOLOGISCHEN UNTERSUCHUNGEN

Die cytologische Kontrolle hat das Vorhandensein aller essentiellen Vorgänge des „Lecanoid systems“ bei der untersuchten *Pl. citri* Population bestätigt, dazu aber auch neue Beobachtungen von einigen überraschenden Verhaltensweisen ermöglicht.

Untersuchungsergebnisse und Schlussfolgerungen:

1. Die im Verlauf der Spermiogenese gebildeten Spermienbündel enthalten neben den 16 von den euchromatischen Kernen abstammenden Spermien auch Fragmente der heterochro-

matischen Kerne im Gegensatz zu den Spermienbündeln von *Ps. obscurus* (NUR).

2. Die Histogenese der Ovariolen erreicht, abhängig von der Ernährung (Wirtspflanze), einige Tage nach der Häutung zum Adultweibchen ein erstes und bei Ausbleiben der Begattung nach der Degeneration der ersten Ovariolen- und Eigeneration ein zweites, weniger ausgeprägtes Maximum.
3. Bei Verzögerung der Begattung bleiben in der Oogenese die Reifeteilungen vor Anaphase I und die Chorionbildung in der Sekretionsphase stehen. Sofort nach der Begattung geht die Oogenese normal weiter, sofern die Oocyte noch nicht in die Degenerationsphase eingetreten ist.
4. Es kann sowohl eine Besamung der Oocyte als auch eine der Polkernregion stattfinden, (Abb. 7 *h, i* und 8 *i, l*). Oozytenbesamung wurde während der Reifeteilungen, Polkernbesamungen bei Abschluss der Reifeteilungen und während der Befruchtung nie aber beide gleichzeitig festgestellt. Die Amphimixie ist sowohl bei besamter als auch bei unbesamter Polkernregion zu sehen. Eine Mitose des haploiden weiblichen Vorkerns wurde nie beobachtet. Angesichts der zwar seltenen Doppelbesamung der Polkernregion scheint es uns wahrscheinlicher, dass es sich bei der Polkernbesamung um einen zusätzlichen Vorgang handelt, als dass der unbefruchtete Eikern sich gynogenetisch weiterentwickelt.
5. Sei es, dass fakultative Doppelbesamung von Oocyte II und Polkernregion vorliegt, oder aber, dass das fertige Chorion der unbesamten Oocyte II nur noch eine Polkernbesamung zulässt, in beiden Fällen sind cytologische Unterschiede zwischen den Zygoten vorhanden, die mit den Alternativen, Männchen oder Weibchen, in Zusammenhang gebracht werden können.
6. Polkern I und Polkern II vereinigen sich während des Vierkernstadiums zu einem triploiden Kern, welcher im Achtkernstadium mit der ersten mitotischen Teilung beginnt. In dieser Phase konnten keine besamten und unbesamten Polkerne mehr unterschieden werden.

7. Die Heterochromatisierung des einen Chromosomensatzes bei den Kernen des männlichen Keimes wird in einigen Geweben rückgängig gemacht, und ist bei Dotter- und Mycetocytenkernen nie festzustellen.

6. DISKUSSION

Die im Verlauf dieser Untersuchungen von BROWN und seinen Mitarbeitern NELSON-REES, NUR und CHANDRA zum gleichen Problemkreis veröffentlichten Arbeiten vermitteln wesentliche neue Erkenntnisse über das „Lecanoid system“ und die Heterochromatisierung einzelner Chromosomen sowie die Funktion des Heterochromatins in der Coccidencytologie. Einen Überblick über diese Erkenntnisse gibt vor allem die zusammenfassende Publikation von BROWN und NUR (1964).

BROWN und seine Mitarbeiter fanden bei ihren Untersuchungen an verschiedenen Coccidenarten keine Hinweise für genetische Unterschiede zwischen männlichen und weiblichen Embryonen. Bei der parthenogenetischen Art *Pulvinaria hydrangeae* z.B. (NUR 1963) zeigen einige der Embryonen einen heterochromatischen Chromosomensatz, wie er für die Männchen verwandter bisexueller Arten typisch ist. Adulte Männchen sind für diese Art nicht beschrieben und es wird deshalb angenommen, dass diese Embryonen bereits auf einem frühen Entwicklungsstadium absterben. Die Bildung der diploiden Zygote erfolgt in der Weise, dass der aus zwei etwas modifizierten Reifeteilungen resultierende haploide Eikern sich mitotisch teilt und seine beiden Mitoseprodukte zum diploiden Zygotenkern verschmelzen. Die parthenogenetischen Weibchen mit $2n$ euchromatischen Chromosomen wie auch die im Verlauf der Ontogenese absterbenden Männchen entstehen somit aus homozygoten Zygoten. BROWN und NUR (1964) glauben deshalb, dass die Weibchen beim „Lecanoid system“ zwei verschiedene Eitypen hervorbringen, deren einer die Heterochromatisierung eines haploiden Chromosomensatzes und die Entwicklung zum Männchen induziert. Die Ursache der Heterochromatisierung kann in der Verstärkung kleinster Chromosomenunterschiede bestehen, die ihrerseits von kleinsten Unterschieden in den vorangegangenen Entwicklungsvorgängen verursacht sein können. Einer der beiden haploiden Vorkerne der Eizelle kann z.B. aus dem Eicytoplasma

eine Substanz aufnehmen, die die Chromosomenstruktur verändert, die Heterochromatisierung bewirkt und die Entwicklung zum Männchen bestimmt. Die Variabilität der Sex Ratio erklären sich die Autoren als Variabilität in der Produktion verschiedener Eitypen unter dem Einfluss von Begattungsalter und Umweltfaktoren.

Es gilt nun zu überlegen, ob sich die Vorstellung von zwei verschiedenen Eitypen und dem Auftreten einer männchenbestimmenden Substanz im Plasma des einen Eityps durch einen geschlechtsbestimmenden Einfluss der Besamungsalternativen ersetzen lässt. Auf Grund der histologisch zu beobachtenden zeitlichen Variabilität des Spermien- und Oocytenangebots im Weibchen in der Zeitspanne von Begattung bis Ende der Eiablage ist es ohne weiteres möglich, die beobachtete Variabilität der Sex Ratio durch die besonderen Besamungsverhältnisse zu erklären. Das verständlicherweise grösste Angebot von frischen Spermien kurz nach der Begattung begründet unter diesen Umständen auch sofort, warum bei normalbegatteten Weibchen zu Beginn der Eiablage bevorzugt zu Männchen bestimmte Eier abgelegt werden. Übereinstimmung des auf Grund ökologischer Untersuchungsergebnisse postulierten primär geschlechtsbestimmenden, umweltabhängigen Faktors mit den Besamungsalternativen ist somit möglich. Gegen die Annahme einer männchenbestimmenden Wirkung der zusätzlichen fakultativen Polkernbesamung spricht aber, dass diese bis jetzt noch bei keiner andern Art mit „Lecanoid system“ beobachtet worden ist, und in diesen Fällen wieder auf die Vorstellung der Bildung verschiedener Eitypen durch das Weibchen zurückgegriffen werden muss. Zudem ist der Vorgang der Geschlechtsbestimmung mit zwei verschiedenen Eitypen wesentlich einfacher zu beschreiben als mit den Besamungsalternativen. Im ersten Falle ist die Substanz, welche die Heterochromatisierung bewirkt von der Mutterseite her bereits vor der Befruchtung im Ei vorhanden, z. B. im Plasma, das für den Plasmahof des männlichen Vorkerns bereitgestellt ist, und verleiht den väterlichen Chromosomen die Eigenschaft, unter bestimmten sich einstellenden Entwicklungsbedingungen heterochromatisch zu werden. Im zweiten Falle sind die Eier von der Mutterseite her gleichwertig und die Spermien bringen mit den väterlichen Chromosomen eine Heterochromatisierung ermöglichende Substanz mit. Bei Polkernbesamung

ist diese ein zweites Mal vorhanden, wird in der ersten Polkernmitose frei und verbindet sich mit den väterlichen Chromosomen von Furchungskernen so deren Heterochromatisierung bewirkend. Diese zweite Vorstellung deckt sich mit dem erstmaligen Auftauchen heterochromatischer Kerne im 16-Kernstadium nach der ersten Polkernmitose, ist gesamthaft betrachtet aber wesentlich komplizierter, da mehr unbekannte Vorgänge vorausgesetzt werden müssen, als bei der Substanztheorie von BROWN.

Im Spezialfall der Stictococcinen führt nach BUCHNER (1954, 1962) der Nichtbefall von Oocyten mit Symbionten zur Bildung von Männchen. Die Stictococcinen zeigen aber keine Heterochromatisierung des einen Chromosomensatzes, wie das beim „Lecanoid system“ der Fall ist, und zudem werden bei *Pl. citri* und verwandten Arten alle Oocyten eines Weibchens mit Symbionten versehen. Soll auch hier die Geschlechtsbestimmung mit Symbionten in Verbindung gebracht werden, so kann dies wiederum nur über eine Substanz im Sinne von BROWN geschehen, die in diesem Falle vom Symbionten produziert würde. Wie unter solchen Bedingungen die Variabilität der Sex Ratio bzw. die Variabilität in der Produktion verschiedener Eitypen zu erklären ist, bleibt offen. Beobachtungen über einen verschieden starken Befall der Oocyten durch die Symbionten wurden keine gemacht.

Jeder Versuch, die festgestellte Variabilität der Sex Ratio in Abhängigkeit von der Zeit mit einem Einfluss der Symbionten oder der fakultativen Doppelbesamung zu erklären, führt sofort zu umständlichen Voraussetzungen. Wesentlich plausibler scheint eine Erklärungsmöglichkeit auf genetischer Basis.

Der fortlaufende Verlust des väterlichen Chromosomensatzes bei den Söhnen im „Lecanoid system“ führt, verglichen mit Organismen vom normalen XX-XO-Typus, zu ganz anderen Allelfrequenzen innerhalb einer Kolonie. Unter der modellmässigen Vorstellung, zwei Allele (a^+ und a) eines Gens hätten keinen unterschiedlichen Einfluss auf die Fertilität, die Wahrscheinlichkeit der Entstehung für beide Geschlechter sei gleich und die Begattung wie auch die Verteilung der Chromosomen in der Reduktionsteilung der Oogenese sei rein zufällig, stellt sich bei der Kreuzung verschieden homozygoter Eltern das Allelgleichgewicht erst allmählich ein. Dieses Allelverhalten ist in Abbildung 9 dargestellt. Die Häufigkeiten der beiden Allele in den Nachkommenschaften

des verschieden homozygoten Elternpaares sind nicht konstant je $\frac{1}{2}$, sondern die Berechnung ergibt, dass das väterlicherseits eingekreuzte Allel der Häufigkeit $p = \frac{1}{3}$ und das mütterlicherseits

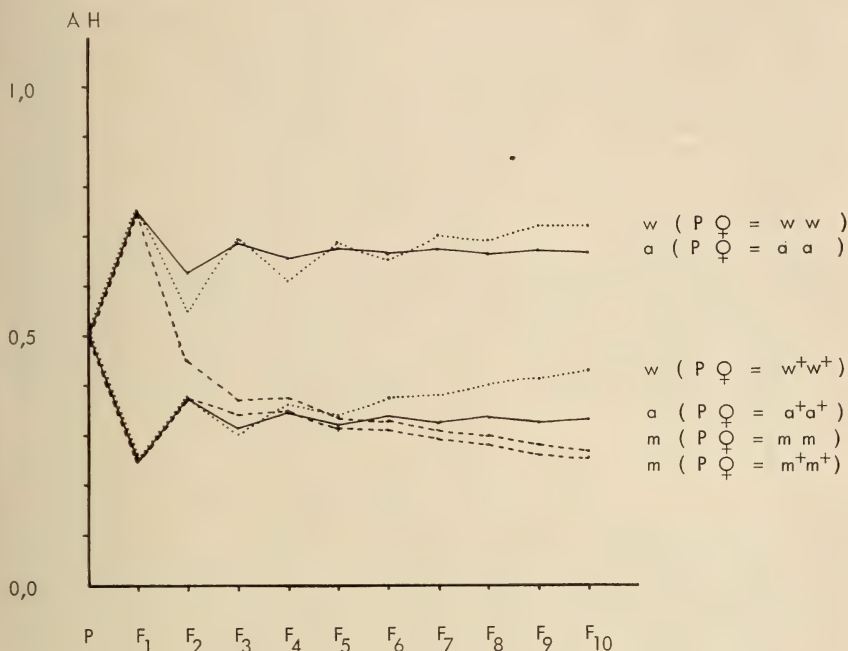


ABB. 9.

Fluktuation eines Alleles in Inzuchtlinien, wobei das Elternpaar P entweder ♀ aa × ♂ a⁺a⁺ oder ♀ a⁺a⁺ × ♂ a(a).

eingekreuzte einer solchen von $q = \frac{2}{3}$ entgegenstrebt. Wird das hypothetische Allelpaar a⁺ und a durch ein entsprechendes Allelpaar m⁺ und m ersetzt, in welchem das Allel m homozygot rezessiv mit einer Wahrscheinlichkeit $p = 0,8$ die Entwicklung der Zygote zum Männchen bewirkt, so folgt die Häufigkeit des Allels m in einer Kolonie dem oberen oder unteren gestrichelten Linienzug in Abb. 9., je nachdem ob das Allel mütterlicher- oder väterlicherseits eingekreuzt worden ist. Der obere und untere gepunktete Linienzug in Abb. 9. gibt das entsprechende Bild für ein Allel w, welches homozygot rezessiv mit einer Wahrscheinlichkeit $q = 0,8$ die Entwicklung der Zygote zum Weibchen bewirkt.

In Abbildung 10 schliesslich sind in gleicher Weise die relativen Männchenhäufigkeiten unter dem Einfluss solcher hypothetischer Allele für die ersten 10 Generationen einer Kolonie aufgetragen.

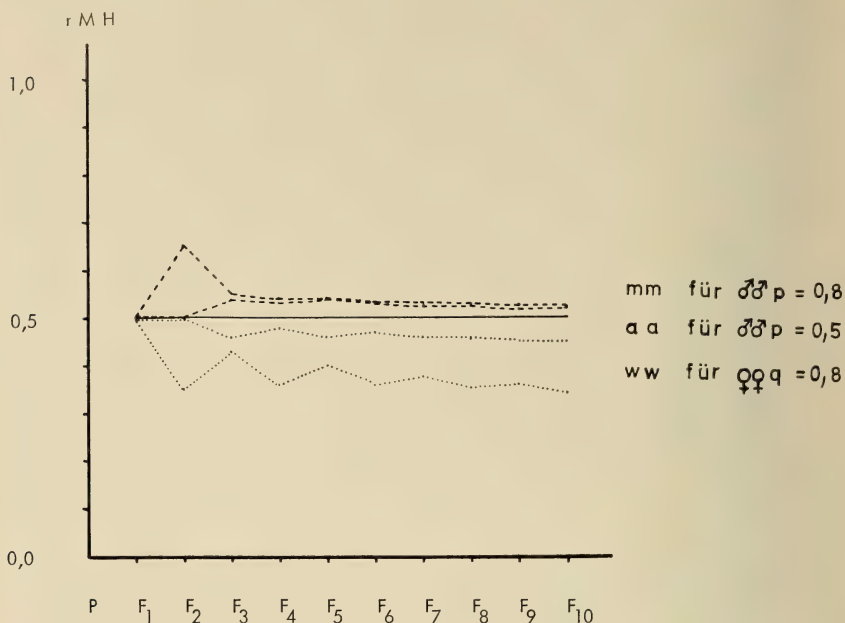


ABB. 10.

Die Variabilität der Sex Ratio in aufeinanderfolgenden Generationen einer Inzuchtlinie (Kolonie) unter dem Einfluss neutraler oder die Geschlechtsbestimmung beeinflussender Allele eines hypothetischen Gens.

Da nun wegen des grossen Vermehrungspotentials von *Pl. citri* die Zuchtkolonien (vgl. 2. 1.) in jeder Generation wieder auf einige wenige eierlegende Weibchen reduziert werden mussten, ist es klar, dass sich unter diesen Zuchtbedingungen nie ein Allelgleichgewicht einspielen konnte, und die festgestellte Abhängigkeit der Sex Ratio von der Zeit durch Fluktuationen der Allele verschiedener, die Geschlechtsbestimmung beeinflussender Gene erklärt werden kann.

Der Einfluss solcher Gene auf die Geschlechtsbestimmung liesse sich z. B. folgendermassen verstehen.

Für Lecanoiden darf, wie für andere bisexuelle Organismen eine bisexuelle Potenz der Gameten im Sinne von HARTMANN (1956)

vorausgesetzt werden. Durch die Besonderheiten des „Lecanoid system“ sind nun genetische Geschlechtsrealisatoren auf einem Entweder-Oder-Prinzip unmöglich geworden. Offen bleibt aber die Möglichkeit, dass verschiedene Allele eines oder mehrerer Gene im Ei quantitativ die Produktion einer Substanz steuern, die als Geschlechtsrealisator wirken kann. Beim Überschreiten einer bestimmten Konzentration könnte diese Substanz z. B. dafür sorgen, dass die väterlichen euchromatischen Chromosomen heterochromatisch werden, und die Entwicklung zum Männchen abläuft. Unter dieser Voraussetzung ist sofort einzusehen, dass ein von Weibchen zu Weibchen verschiedener Allelbestand die Sex Ratio der Nachkommenschaft primär bestimmt, wie dies im Anschluss an die ökologischen Untersuchungen gefordert worden ist. Wird weiter angenommen, dass sich die Substanz in den die Besamung erwartenden Eiern anreichert, so wird auch das Ansteigen der Männchenrate mit zunehmendem Alter der Eier verständlich.

7. ZUSAMMENFASSUNG

In ökologischen Untersuchungen über die Variabilität der Sex Ratio bei *Pl. citri* und in parallel dazu durchgeführten histologischen und cytologischen Untersuchungen werden folgende Feststellungen über die Variabilität der Sex Ratio und das Problem der Geschlechtsbestimmung bei *Pl. citri* gemacht (Über die Einzelergebnisse der ökologischen und cytologischen Untersuchungen orientieren die Kapitelzusammenfassungen 4. 4. und 5. 5.).

1. Lebenszyklus und Fertilität von *Pl. citri* sind unter optimalen Temperaturbedingungen von der Wirtspflanzenart deutlich abhängig. Die Abhängigkeit wird auf quantitative und qualitative Unterschiede in der Ernährung zurückgeführt, die für Dauer und Umfang der Ovariolenhistogenese und damit für die Lebensdauer und die Fertilität eines Weibchens massgebend sind (3. 1. und 3. 2.). Mit diesen Ernährungsunterschieden verknüpfte Schwankungen der Sex Ratio sind dagegen statistisch nicht gesichert, und dort wo sie auftreten unbedeutend verglichen mit der ohnehin auftretenden Variabilität der Sex Ratio (4. 4.).

2. Die Histogenese der Ovariolen erreicht, abhängig von der Ernährung, einige Tage nach der Häutung zum Adultweibchen ein erstes Maximum. Bei Ausbleiben der Begattung folgt 15—25 Tage später, nach dem Absterben der ersten Ovariolen- und Eigeneration, ein zweites weniger ausgeprägtes Maximum. Jede Verzögerung der Begattung über das erste Maximum hinaus, führt zu einem Fertilitätsverlust. Die statistisch signifikant nachgewiesene Variabilität der Sex Ratio in Abhängigkeit vom Begattungszeitpunkt steht in engem Zusammenhang mit der Histogenese der Ovariolen. Eine Begattung kurz vor ihrem Höhepunkt führt zu einer niedrigen, eine Begattung auf oder nach dem Höhepunkt zu einer höheren Sex Ratio.
3. Voraussetzung für die Reifeteilungen in der Oogenese ist die Begattung des Weibchens. Das Eindringen des Spermiums ins Ei wurde nicht beobachtet, wohl aber die Kernverschmelzung. Es kann ausserdem fakultativ eine Besamung der Polkernregion stattfinden, die bei grossem Spermien- und Oocytenangebot häufig ist und gegen Ende der Eiablage, wenn wenig Oocyten und Spermien vorhanden sind, immer seltener wird.
4. Auf Grund der ökologischen Untersuchungen über die Variabilität der Sex Ratio wird ein primär wirksamer Faktor oder Faktorenkomplex postuliert, der spätestens bei Eiablagebeginn die Sex Ratio in der Nachkommenschaft eines Weibchens bestimmt. Er ist individuell sehr variabel, von Umweltfaktoren, besonders von den Begattungsbedingungen, abhängig und könnte mit den Besamungsalternativen übereinstimmen.
5. Eine Erklärung der Variabilität der Sex Ratio durch die Begattungs- und Besamungsbedingungen wird unter Berücksichtigung der Ergebnisse von Brown und seinen Mitarbeitern diskutiert, und danach jedoch als wenig wahrscheinlich betrachtet.
6. Die Wiederholung verschiedener Versuchsgruppen zu verschiedenen Zeiten zeigt signifikante Unterschiede der Sex Ratio in Funktion der Zeit, und zwar so, dass nicht unterschiedliche Klimabedingungen dafür verantwortlich gemacht werden können. Wird angenommen, dass Gene mit verschiedenen Allelen existieren, die einen Einfluss auf die Geschlechtsbestimmung

ausüben, so lässt sich dieses Verhalten ohne weiteres mit ausserordentlichen Fluktuationen solcher Allele erklären, wobei die Fluktuationen auf das „Lecanoid system“ und die Zuchtbedingungen zurückzuführen sind. Auch die individuellen Unterschiede und die Abhängigkeit der Sex Ratio vom Begattungsalter können als Wirkung solcher Allele verstanden werden.

RÉSUMÉ

Au cours de recherches écologiques portant sur la variabilité du sex ratio chez *Pl. citri*, conduites parallèlement à des études histologiques et cytologiques, les résultats suivants ont été obtenus:

1. Dans des conditions optimales de température, cycle et fertilité dépendent de l'espèce parasitée. La nutrition a une influence prépondérante sur la durée et l'étendue de l'histogenèse des ovarioles. Il n'y a pratiquement pas de rapports entre la nutrition et les fluctuations du sex ratio. Par contre, il a été établi que le sex ratio subit l'influence d'un facteur temps, car il varie d'une génération à l'autre.

2. Le sex ratio dépend étroitement de l'histogenèse des ovarioles au moment où la copulation a lieu. Si cette dernière a lieu peu avant le développement maximum des ovarioles, le sex ratio est bas, mais si elle a lieu au moment ou après ce maximum, le sex ratio est élevé.

3. La copulation est nécessaire pour assurer la méiose des ovocytes. L'amphimixie a été observée plusieurs fois, de même qu'une pénétration additionnelle et facultative d'un spermatozoïde dans la région polaire.

4. La variation du sex ratio, en fonction des conditions de la fertilisation, est discutée en rapport avec les résultats de BROWN et collaborateurs; elle est mise en doute.

5. Nous avons montré que la variabilité du sex ratio est fonction du facteur temps et dépend du moment où la copulation a lieu. De grandes différences individuelles du sex ratio ont également été observées dans la descendance de différentes femelles; ces phénomènes deviennent compréhensibles si l'on admet chez *Pl. citri*,

qui suit le système lécanoïde, la présence de gènes à allèles différents exerçant une influence limitée sur la détermination du sexe.

SUMMARY

Ecological experiments about the variability of the sex ratio of *Pl. citri* with parallel histological and cytological experiments give the following results to the problem of sex determination.

1. Life cycle and fertility depend, optimal temperature conditions provided, on the species of the host plant. Nutrition has the main influence on duration and extent of the histogenesis of the ovarioles. There is practically no correlation between the variability of sex ratio and nutritional differences, whereas significant influence of a time factor is visible, since a variation of the sex ratio could be proved from one generation to the next.

2. The variability of the sex ratio in relation to the moment of copulation depends closely on the histogenesis of the ovarioles. Copulation shortly before the peak of histogenesis gives a lower sex ratio than copulation on or after this peak.

3. Copulation is necessary for meiosis of the oocytes. Amphimixis has been observed several times as well as an additional facultative penetration of spermatozoa into the polar region.

4. Variability of the sex ratio due to these different conditions of fertilization is discussed in connection with the results of Brown and his collaborators but is not regarded as very probable.

5. If we admit that there are genes with various alleles which have a limited function in sex determination, the influence of the above-mentioned time factor and of the time of copulation on the sex ratio as well as the great individual differences can be explained as consequences of the lecanoid system.

8. LITERATURVERZEICHNIS

- BALACHOWSKY, A. (1948). *Les cochenilles de France, d'Europe, du nord de l'Afrique, et du Bassin Méditerranéen. IV. Monographie des Coccoidea; Classifiacion-Diaspidinae (Première Partie)*. Actualités sci. industr. 1054: 243-394.

- BODENHEIMER F. S. und GUTTFELD, M. (1929). *Über die Möglichkeiten einer biologischen Bekämpfung von Pseudococcus citri in Palaestina*. Z. angew. Ent. Berlin 15, H. 1.
- BROWN, S. W. (1959). *Lecanoid chromosome behaviour in three more families of the Coccoidea (Homoptera)*. Chromosoma 10: 278-300.
- (1963). *The Comstockiella system of chromosome behaviour in the armored scale insects (Coccoidea: Diaspidoidae)*. Chromosoma 14: 360-406.
- and BENNET, F. D. (1957). *On the sex determination in the diaspine scale insect Pseudaulacaspis pentagona (Targ.) (Coccoidea)*. Genetics 42: 510-523.
- and NELSON-REES, W. A. (1961). *Radiation analysis of a lecanoid genetic system*. Genetics 46: 983-1007.
- and NUR, U. (1964). *Heterochromatic Chromosomes in the Coccids. The process of heterochromatization and the function of heterochromatin in coccid insects are reviewed*. Science 145: 130-136.
- BUCHNER, P. (1954). *Endosymbiosestudien an Schildläusen. I. Stictococcus sjoestedti*. Z. Morph. Oekol. Tiere 43: 302-312.
- (1963). *Endosymbiosestudien an Schildläusen. VII. Weitere Beiträge zur Stictococcinensymbiose*. Z. Morph. Oekol. Tiere 52: 401-458.
- CHANDRA, H. S. (1962). *Inverse meiosis in triploid females of the mealybug, Planococcus citri*. Genetics 47: 1441-1454.
- (1963). *Cytogenetic studies following high dosage paternal irradiation in the mealybug, Planococcus citri. I. Cytology of X_1 Embryos. II. Cytology of X_1 females and the problem of lecanoid sex determination*. Chromosoma 14: 310-329, 330-346.
- DISSELKAMP, C. (1954). *Die Schildbildung der San-José Schildlaus*. Höfchen Briefe, 7, H. 3.
- GRAY, H. E. (1954). *The development of the citrus mealybug, Pseudococcus citri*. Journ. econ. Ent. 47: 174-176.
- HARTMANN, M. (1956). *Die Sexualität*. 2. Aufl. Stuttgart. Gustav Fischer.
- HUGHES-SCHRADER, S. (1925). *Cytology of hermaphroditism in Icerya purchasi (Coccidae)*. Z. wiss. Biol. B., Z. Zellforsch. mik. Anat. 2: 265-292.
- (1935). *The chromosome cycle of Phenacoccus (Coccidae)*. Biol. Bull. 69: 462-468.
- (1948). *Cytology of Coccids (Coccoidea-Homoptera)*. Adv. in Genetics 2: 127-203.

- JAMES, H. C. (1937). *Sex ratios and the status of the male in Pseudococcinae*. Bull. ent. Res. 28: 429-461.
- (1938). *The effect of the humidity of the environment on sex ratios from overaged ova of Pseudococcus citri*. Proc. roy. ent. Soc. London, Ser. A. gen. Ent. 13: 73-79.
- (1939). *Further studies on the reproductive methods of certain species of Coccidae (Homoptera)*. Trans. roy. ent. Soc. London 89: 569-577.
- LINDEMANN, C. (1948). *Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse*. Z. vergl. Physiol. 31.
- MALTAIS, J. B. (1952). *A simple apparatus for feeding aphids aseptically on chemically defined diets*. Canadian Ent. 91: 336-340.
- NELSON-REES, W. A. (1960). *A study of sex predetermination in the mealybug Planococcus citri (Risso)*. Journ. exp. Zool. 144: 111-137.
- (1961). *Modification of the ovary of the mealybug Planococcus citri (Risso), due to aging*. Journ. exp. Zool. 146: 85-91.
- (1962). *The effects of radiation damaged heterochromatic chromosomes on male fertility in the mealybug Planococcus citri (Risso)*. Genetics 47: 661-683.
- NUR, U. (1962a) *A supernumerary chromosome with an accumulation mechanism in the lecanoid genetic system*. Chromosoma 13: 249.
- (1962b). *Sperms, sperm bundles and fertilisation in mealybug, Pseudococcus obscurus (Essig.) (Homoptera: Coccoidea)*. Journ. Morph. 111: 173-199.
- (1963). *Meiotic parthenogenesis and heterochromatization in a soft scale, Pulvinaria hydrangeae (Coccoidea: Homoptera)*. Chromosoma 14: 123-139.
- and CHANDRA, H. S. (1963). *Interspecific hybridization and gynogenesis in mealybugs*. Amer. Nat. 97: 197-202.
- PFLUGFELDER, O. (1936). *Vergleichend anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten*. Zoologica 34: 1-102.
- SCHRADER, F. (1921). *The chromosomes of Pseudococcus nipae*. Biol. Bull. 40: 259-270.
- (1923a). *A study of the chromosomes in three species of Pseudococcus*. Arch. Zellforsch. 17: 45-62.
- (1923b). *The sex ratio and oogenesis of Pseudococcus citri*. Z. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre 30: 163-182.
- THOMSEN, M. (1927). *Studien über die Parthenogenese bei einigen Cocciden und Aleurodiden*. Z. Zellforsch. mik. Anat. 5: 1-116.
- WEBER, E. (1961). *Grundriss der biologischen Statistik*. 4. Aufl., Jena, Gustav Fischer.

9. URLISTEN DER AUSZÄHLUNGSVERSUCHE

9. 1. VERSUCHE ZUR VARIABILITÄT DER FERTILITÄT

Versuch 1: Die Fertilität in Abhängigkeit von der Wirtspflanzenart bei grosser Befallsdichte

Nr.	KARTOFFEL		COLEUS	
	Et	Nt	Et	Nt
1	504	572	394	358
2	471	468	372	295
3	453	448	365	293
4	439	439	331	293
5	345	428	305	232
6	332	365	263	228
7	304	354	259	221
8	301	335	234	220
9	290	330	228	209
10	267	327	227	208
11	265	326	225	204
12	264	307	219	199
13	261	305	209	199
14	260	290	204	194
15	258	280	183	187
16	257	265	175	174
17	255	263	171	174
18	243	260	165	172
19	218	259	162	170
20	214	258	159	167
21	211	237	151	156
22	206	235	141	153
23	193	226	139	141
24	189	207	136	126
25	186	206	125	123
26	175	206	122	109
27	151	189	94	100
28	140	140	91	85
29	139	116	72	74
30	136	111	71	69

Versuch 2: Die Fertilität von *Pl. citri* unter speziell günstigen Verhältnissen

Nr.	UNGESTÖRT		GESTÖRT		GETRENNT	
	K	C	K	C	K	C
1	814	718	824	581	845	609
2	707	546	729	538	763	563
3	670	513	714	493	631	547
4	586	426	650	477	614	432
5	577	375	591	450	611	404
6	566	330	557	384	478	389
7	538	309	542	336	474	387
8	483	295	483	318	445	373
9	350	283	439	279	432	358
10	348	273	434	227	420	336

Versuch 3: Die Abhängigkeit der Fertilität und des Gewichts bei Eiablagebeginn vom Begattungsalter der Weibchen

Nr.	0		6		12		20		30		50	
	mg	Et	mg	Et	mg	Et	mg	Et	mg	Et	mg	Et
1	1,20	156	0,60	68	1,45	215	1,10	131	0,60	63	1,05	36
2	1,30	188	0,85	114	1,50	225	1,25	123	0,75	68	1,20	55
3	1,35	149	1,00	134	1,60	197	1,35	160	1,00	106	1,75	110
4	1,60	222	1,40	155	2,00	251	2,00	282	1,10	104	2,30	203
5	1,60	235	1,60	234	2,10	313	2,35	257	1,15	118	2,40	217
6	1,70	222	2,20	282	2,30	334	2,50	254	1,30	143	2,65	253
7	1,85	239	2,35	348	2,60	294	2,50	344	1,50	245	2,80	201
8	1,95	264	2,65	378	2,65	407	2,60	295	1,70	170	3,05	208
9	2,60	414	2,90	340	2,85	426	2,95	411	1,70	174	3,60	228
10	4,10	658	3,30	529	3,10	377	4,05	436	1,95	117	4,15	217

9. 2. VERSUCHE ZUR VARIABILITÄT DER SEX RATIO

Versuch 2a: Die Sex Ratio in der Nachkommenschaft von unter speziell günstigen Umweltbedingungen aufgewachsenen Weibchen

Nr.	KARTOFFEL			COLEUS		
	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH
1	814	357	0,437	718	32	0,045
2	707	219	0,310	546	213	0,390
3	670	239	0,357	513	60	0,116
4	586	88	0,150	426	29	0,068
5	577	135	0,235	375	99	0,264
6	566	46	0,082	330	152	0,461
7	538	188	0,350	309	68	0,220
8	483	25	0,055	295	40	0,136
9	350	147	0,420	283	95	0,336
10	348	69	0,198	273	137	0,502

Versuch 1a: Die Variabilität der Sex Ratio in den beiden Zuchtcolonien auf Coleus und Kartoffel

Nr.	KARTOFFEL			COLEUS		
	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH
1	572	197	0,345	358	147	0,411
2	468	206	0,440	295	153	0,518
3	448	213	0,476	293	162	0,553
4	439	160	0,365	293	129	0,441
5	428	160	0,374	232	143	0,616
6	365	145	0,397	228	87	0,382
7	354	138	0,390	221	77	0,349
8	335	148	0,442	220	96	0,437
9	330	135	0,409	209	107	0,512
10	327	106	0,324	208	80	0,385
1	326	136	0,417	204	90	0,442
2	307	112	0,365	199	83	0,417
3	305	123	0,404	199	76	0,382
4	290	146	0,503	194	73	0,376
5	280	133	0,475	187	122	0,652
6	265	93	0,351	174	114	0,655
7	263	116	0,441	174	76	0,437
8	260	89	0,342	172	86	0,500
9	259	124	0,479	170	75	0,441
20	258	112	0,434	167	77	0,461
1	237	97	0,410	156	70	0,449
2	235	91	0,387	153	72	0,471
3	226	93	0,412	141	67	0,475
4	207	90	0,435	126	44	0,350
5	206	102	0,495	123	68	0,553
6	206	92	0,446	109	52	0,477
7	189	20	0,106	100	58	0,580
8	140	69	0,493	85	58	0,683
9	116	45	0,388	74	38	0,514
30	111	48	0,433	69	38	0,551

Versuch 4: Die Variabilität der Sex Ratio in Abhängigkeit von der Begattung

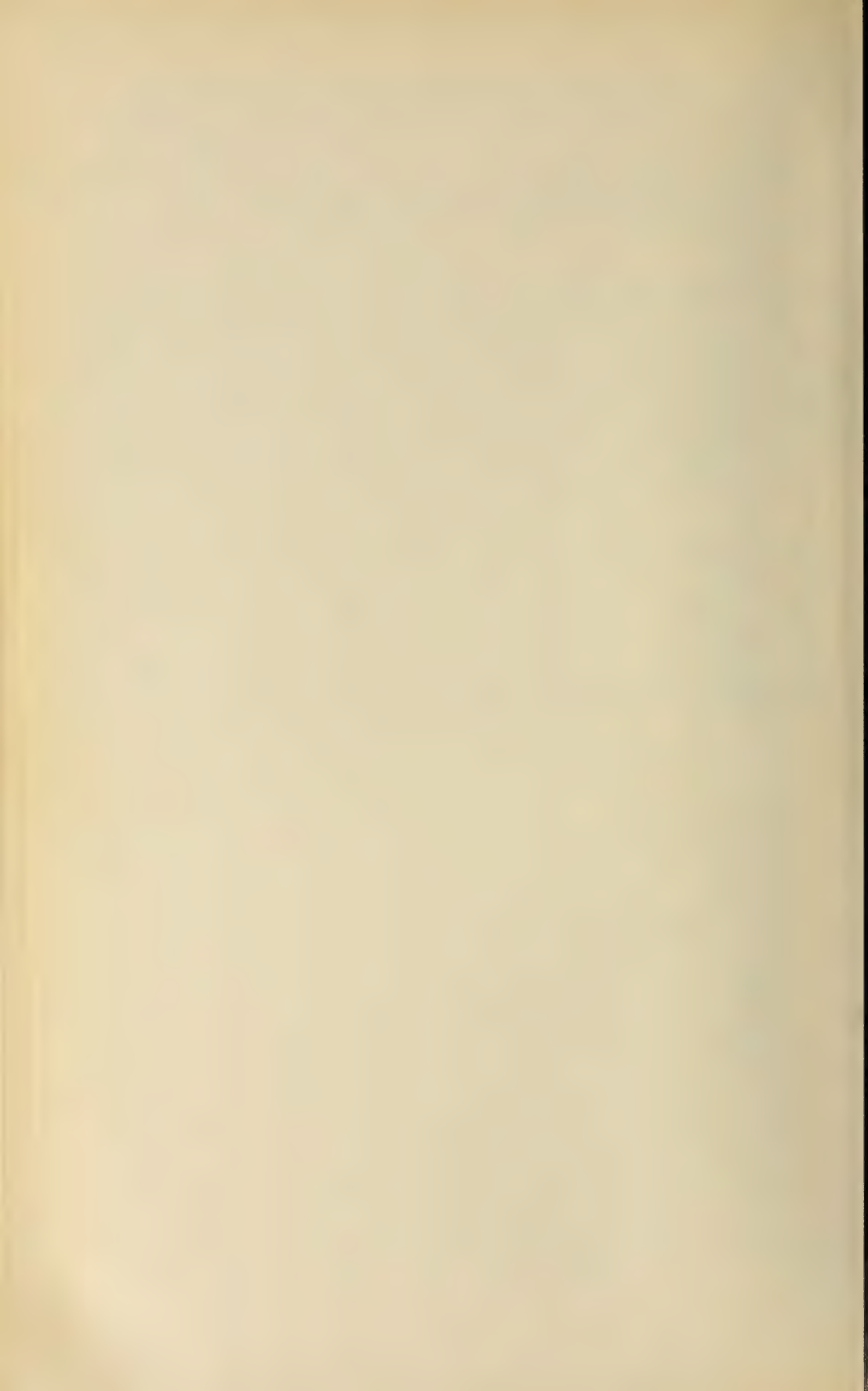
Nr.	1			2			3			4			5		
	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH
1	683	173	0,253	284	103	0,363	534	358	0,670	339	10	0,030	382	285	0,746
2	534	290	0,543	252	87	0,345	487	92	0,189	309	52	0,168	348	177	0,509
3	357	172	0,482	240	107	0,446	370	190	0,514	272	68	0,250	211	89	0,422
4	322	33	0,102	232	94	0,405	353	72	0,204	265	90	0,340	204	118	0,578
5	316	138	0,437	227	72	0,317	262	119	0,454	260	16	0,062	163	39	0,239
6	293	68	0,232	221	72	0,326	242	90	0,372	235	125	0,532	151	133	0,881
7	286	20	0,070	184	49	0,266	187	111	0,594	225	17	0,076	135	52	0,385
8	281	42	0,149	146	28	0,192	182	62	0,341	215	41	0,191	114	78	0,684
9	281	93	0,331	130	30	0,231	169	88	0,521	207	105	0,507	112	44	0,393
10	268	133	0,496	108	25	0,231	115	45	0,397	180	64	0,356	102	42	0,412
11	268	114	0,425				93	44	0,473	140	48	0,343	90	39	0,433
12	252	44	0,175				84	51	0,607	118	16	0,136			
13	228	54	0,237				66	33	0,500						
14	207	28	0,135				57	32	0,561						
15	153	24	0,157				50	26	0,520						

Versuch 5: Die Variabilität der Sex Ratio auf C und K in verschiedenen Kolonien und zu verschiedenen Zeiten

	Nr.	WIEDERHOLUNGEN								
		I			II			III		
		Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH
KARTOFEL	1	471	197	0,418	538	199	0,370	472	172	0,364
	2	463	137	0,296	321	58	0,181	437	196	0,448
	3	426	167	0,392	228	79	0,346	398	123	0,309
	4	358	180	0,504	205	44	0,214	359	86	0,240
	5	337	179	0,532	193	61	0,316	323	132	0,409
	6	332	173	0,522	187	32	0,171	280	110	0,392
	7	278	111	0,399	165	33	0,200	207	65	0,314
	8	204	71	0,348	158	74	0,468	202	49	0,242
	9	145	63	0,434	149	69	0,464	194	54	0,284
	10	97	62	0,639	130	92	0,708	181	86	0,475
COLEUS	1	258	129	0,500	257	89	0,346	210	102	0,486
	2	200	105	0,525	225	106	0,472	175	87	0,497
	3	198	86	0,435	209	86	0,412	170	81	0,476
	4	189	87	0,461	177	81	0,458	164	79	0,482
	5	188	92	0,490	167	76	0,455	161	76	0,472
	6	184	83	0,452	166	62	0,374	155	76	0,491
	7	179	81	0,453	154	85	0,552	136	36	0,265
	8	177	105	0,593	133	49	0,369	127	53	0,418
	9	133	50	0,376	123	59	0,480	123	58	0,472
	10	120	51	0,425	103	42	0,408	105	41	0,390

Versuch 6: Die Variabilität der Sex Ratio bei unterschiedlicher Ernährung der Wirtspflanze mit verschiedenen Nährlösungen

Nr.	NPK			NK			NP			PK			KONTROLLE		
	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH	Nr	aMH	rMH	Nt	aMH	rMH
1. 1	408	145	0,355	394	2	0,005	426	47	0,110	343	36	0,105	335	129	0,385
2	339	85	0,251	380	135	0,356	274	116	0,424	315	173	0,549	257	107	0,416
3	244	68	0,278	245	66	0,270	247	67	0,271	306	18	0,059	252	73	0,290
4	243	11	0,045	221	40	0,181	239	24	0,100	292	47	0,164	245	76	0,310
5	230	25	0,108	220	31	0,141	222	89	0,401	285	35	0,123	229	75	0,328
6	230	55	0,239	218	31	0,142	188	39	0,208	260	48	0,184	200	30	0,150
7	184	41	0,223	192	48	0,250	144	15	0,104	220	42	0,191	135	40	0,296
8	180	13	0,072	186	39	0,210	132	49	0,371	218	76	0,352	117	62	0,530
9	159	27	0,170	179	42	0,234	124	32	0,262	177	51	0,288	114	28	0,246
1. 10	83	23	0,277	108	21	0,194	72	8	0,111	163	47	0,288	108	39	0,361
2. 1	306	88	0,288	408	202	0,495	311	76	0,244	362	138	0,381	362	190	0,525
2	289	81	0,280	317	160	0,505	255	36	0,141	312	46	0,147	336	111	0,330
3	240	65	0,271	298	111	0,372	229	97	0,424	257	93	0,366	284	103	0,363
4	232	51	0,220	287	76	0,265	229	108	0,472	252	87	0,345	280	126	0,450
5	228	107	0,469	275	140	0,509	224	46	0,205	208	108	0,519	262	77	0,294
6	203	88	0,433	238	64	0,269	224	125	0,558	198	65	0,328	252	56	0,222
7	201	99	0,492	145	73	0,503	166	69	0,416	179	63	0,352	227	129	0,568
8	190	65	0,271	129	26	0,202	97	37	0,381	175	66	0,376	204	51	0,250
9	142	68	0,479	106	22	0,208	66	21	0,318	153	73	0,477	149	86	0,577
2. 10	112	51	0,456	83	28	0,337	16	6	0,375	54	21	0,389	105	46	0,438



Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins *Platanista gangetica* *

von

G. PILLERI

Hirnanatomisches Institut
Waldau/Bern (Schweiz)

Mit 2 Textfiguren und 3 Tafeln

EINLEITUNG

Die erste und einzige Beschreibung des Gehirnes des Gangesdelphins verdanken wir J. ANDERSON (1878). Sie liefert, zusammen mit der vom gleichen Autor durchgeführten Untersuchung des Endokranialausgusses von *Orcella fluminalis* (= *brevirostris*), die einzigen Angaben der Literatur über Formverhältnisse des Gehirns der Süßwasserdelphine überhaupt, nachdem weder *Inia geoffrensis* (Amazonendelphin), noch *Lipotes vexillifer* (chinesischer Süßwasserdelphin im Tung-Ting See) oder *Pontoporia blainvillei* (La Plata Delphin) neuroanatomisch bisher untersucht wurden.

Die Beschreibung von Anderson und seine Abbildungen betreffen sehr wahrscheinlich alkohofixiertes Material und ich habe den Eindruck, dass dabei Deformierungen eingetreten waren. So erscheint bei dorsaler Betrachtung (Tafel 1 A) das Gehirn länger als breit, was bei meinem Präparat (*in situ*-fixation) nicht der Fall ist. Aus diesen Gründen und auch in Anbetracht der relativen Seltenheit des Tieres, möchte ich auf die allgemeinen Formverhältnisse des *Platanista*-gehirnes nochmals eingehen.

* Beiträge zur Morphologie der *Cetacea*: XIII. Beitrag. Durchgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

MATERIAL

Es handelt sich um ein einziges Exemplar meiner Sammlung, das in der Nähe von Dehli im Jumnafluss gefangen wurde. Leider ist die Sektion lange nach dem Tode des Tieres durchgeführt worden, sodass das Präparat durch protrahierte Autolyse beschädigt wurde. Die Dura und der vordere Schädelteil waren am Gehirn erhalten. Für die Ueberlassung des Präparates bin ich Herrn Prof. Dr. SESHACHAR und Herrn W. HURTER zu grossem Dank verpflichtet. Angaben über das Tier und Körpergewicht liegen nicht vor.

BESCHREIBUNG DES PRÄPARATES

(Nr. 326, Collectio G. Pilleri)

Unter möglichster Schonung des Duralsackes wurden die Schädelknochen entfernt, danach wurde die dorsale Hemisphärendura geöffnet. Wie die Abb. A Taf. 2 und 3 zeigen, weist das Gehirn die typische Form des Cetaceengehirns mit Überwiegen des Querdurchmessers auf. Die Dura ist an der Hemisphärenkonvexität dünn und leicht durchsichtig, im Bereich der Fissura interhemisphärica und vor allem zwischen Gross- und Kleinhirn stark verdickt. Die verdickten Teile enthalten ziemlich weitleumige Gefässe (Rete mirabile). Keine Gefässe durchdringen die Dura der Schädelbasis, sondern sämtliche Gefässe erreichen das Gehirn auf dem Wege des Rete durch das Foramen occipitale magnum. Die basale Hirndura ist relativ dünn, frei von Rete und weist die Beschaffenheit einer fibrösen Membran auf (Abb. B, Tafel 2).

Wie gesagt, ist das Präparat durch postmortale Autolyse beschädigt, sodass nach Öffnung des Duralsackes die Strukturverhältnisse der Hirnnerven und der Formationen der Hirnbasis nicht untersucht werden konnten.

Bei dorsaler Betrachtung (Tafel 2 A, Tafel 3 A) ist die Hirnform charakteristisch. Das Grosshirn ist breiter als lang mit regelmässig abgerundeten Seitenkonturen. Wie bei anderen Odontoceten sind die Hemisphären seitlich-kaudal stark ausgeladen (Abb. 1).

Von der Seite betrachtet (Tafel 3 B) ist der Schläfenlappen relativ schmal und weniger stark entwickelt als bei anderen Odonto-

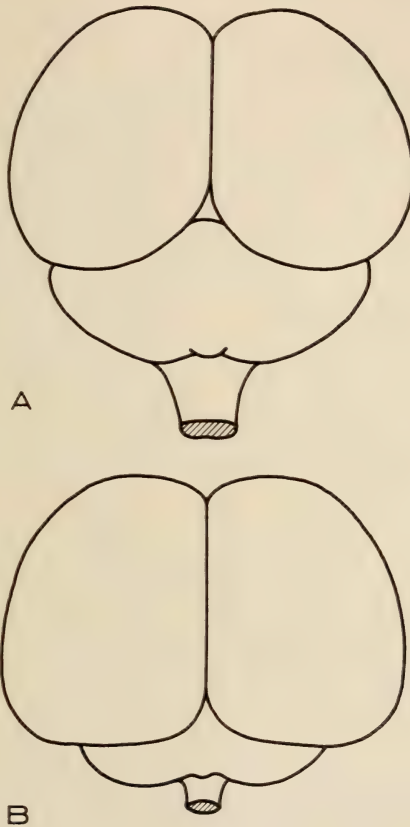


ABB. 1

Umriss des Gehirnes von *Platanista gangetica* (A) T.326
und *Tursiops truncatus* (B) T.303.

Beachte die starke seitliche Ausladung der Grosshirnhemisphären in beiden Arten, das viel kleinere Grosshirn und das unbedeckte Cerebellum beim Gangesdolphin.

ceten, welche meistens durch ausgesprochene Temporalisation auffallen (Abb. 2).

Das Kleinhirn ist bei meinem Präparat weitgehend unüberdeckt, kurz und breit und etwas schmaler als das Grosshirn. Somit weichen unsere Befunde von denen ANDERSON'S (1878) ab,

wie auch die Zeichnung der Umrissse (Abb. 1) und der Vergleich mit ANDERSON's Abbildung (Tafel 1) zeigen. Ein dorsal ganz frei liegende Cerebellum ist bei keinem der bisher untersuchten Odonto-

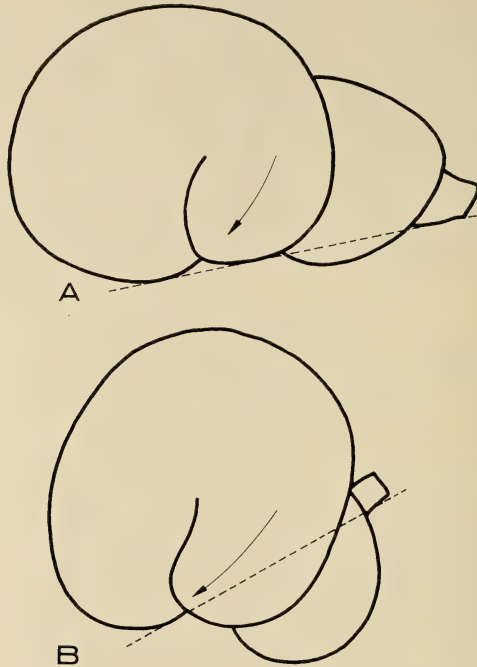


ABB. 2

Umrissse des Hirnprofils von *Platanista gangetica* (A)
und *Tursiops truncatus* (B).

Beide Arten fallen durch den verschiedenen Grad der Schläfenlappenausbildung auf.

ceten (*Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis*, *Globicephala melaena*, *Delphinapterus leucas*, *Physeter macrocephalus*) beobachtet worden (PILLERI 1962, 1963). Nur bei den Mysticeten, die wesentlich niedriger cerebralisiert sind als die Zahnwale, ist das Kleinhirn zum grossen Teil von der Grosshirnhemisphäre nicht überladen (PILLERI 1964, 1965). Das Gewicht des Gehirnes (Formolgewicht) von *Platanista* beträgt 150 gramm. Das Kleinhirngewicht beträgt 10 g, was 6,66% des Totalhirngewichtes ausmacht (*Delphinapterus leucas* 15%!, PILLERI 1963).

HIRNMASSE

Total Hirnlänge	78 mm
Hirnbreite	80 mm
Breite der Grosshirnhemisphäre	40 mm
Länge der Grosshirnhemisphäre	55 mm
Höhe der Grosshirnhemisphäre	52 mm
Kaudale Mantelfläche—Temporalpol	30 mm
Temporalpol—Frontalpol	34 mm
Breite des Kleinhirns	70 mm
Länge des Kleinhirns	25 mm

Hirngewicht: 150 gramm (Formolgewicht)

Kleinhirngewicht: 10 gramm (Formolgewicht)

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird das *in situ*-fixierte Präparat des Gehirnes von *Platanista gangetica* („Susu“, Gangesdelphin) beschrieben. Die allgemeinen Formverhältnisse weichen von denen der Originalbeschreibung von ANDERSON (1878) etwas ab. Das Gehirn des Gangesdelphins weist typische Cetaceenmerkmale (Odontocetenmerkmale) auf. Mit dem Gehirn anderer Zahnwale verglichen, ist das *Platanistagehirn* durch eine geringere Entwicklung des Temporallappens und durch fehlende Überdeckung des Cerebellums durch das Grosshirn charakterisiert. Das Hirngewicht beträgt 150 gramm (Formolgewicht). Das Kleinhirngewicht beträgt 10 g, was nur 6,66% des Totalhirngewichtes entspricht (*Delphinapterus leucas*: 15%).

SUMMARY

The brain of *Platanista gangetica* („Susu“, Ganges dolphin), fixed in situ, is described. The general proportions differ somewhat from the original description by ANDERSON (1878). The brain of the

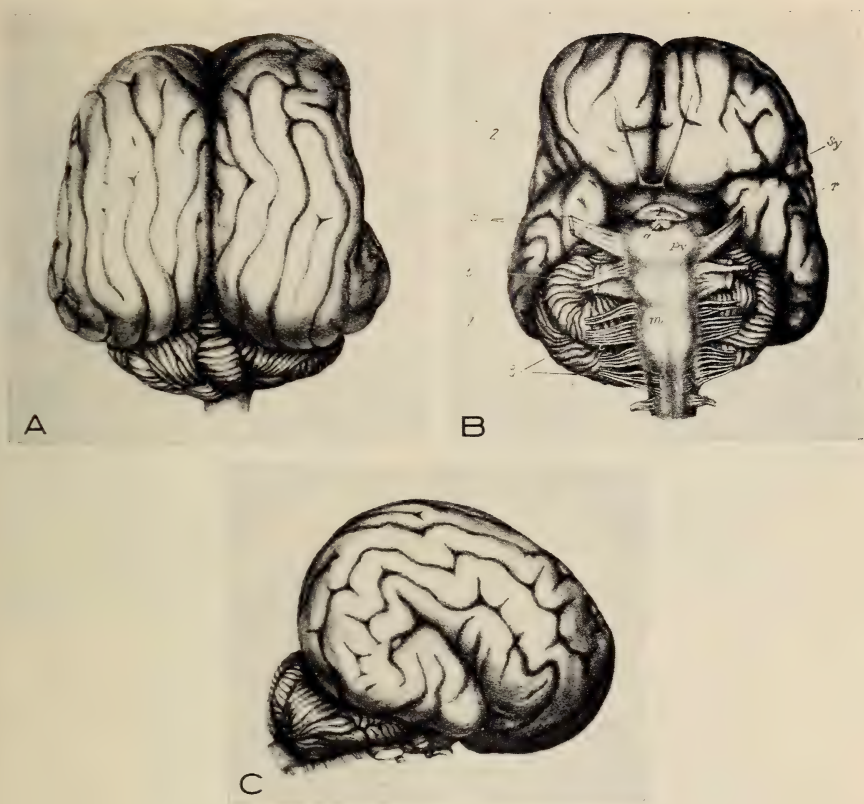
Ganges dolphin shows typical Odontocetea signs. When compared with the brains of other toothed whales, the *Platanista* is characterised by the slight development of the temporal lobe and no overlapping of the cerebellum by the cerebral hemispheres. The complete brain weight is 150 grams. The cerebellum weighs 10 grams which is only 6,66% of the total brain weight (*Delphinapterus leucas*: 15%).

RÉSUMÉ

L'auteur décrit le cerveau du Dauphin du Gange (*Platanista gangetica*). Les proportions obtenues diffèrent quelque peu de celles de la description originale d'ANDERSON (1878). Ce cerveau présente les caractères typiques des Odontocètes. Il se distingue par le faible développement du lobe temporal et par l'absence de recouvrement du cervelet par les hémisphères cérébraux. Poids du cerveau complet 150 g, cervelet 10 g, soit 6,66% du poids total (*Delphinapterus leucas*: 15%).

LITERATUR

- ANDERSON, J.: *Anatomical and zoological researches comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875 and monograph of the two cetacean genera, Platanista and Orcella*. London, B. Quaritch 1878.
- PILLERI, G.: *Die zentralnervöse Rangordnung der Cetacea (Mammalia)*. Acta anat. (Basel) 51: 241-258 (1962).
- *Zur vergleichenden Morphologie und Rangordnung des Gehirnes von Delphinapterus (Beluga) leucas PALLAS (Cetacea, Delphinapteridae)*. Revue Suisse Zool. 70: 569-586 + 7 Taf. (1963).
 - *Morphologie des Gehirnes des "Southern Right Whale", Eubalaena australis DESMOULINS 1822 (Cetacea, Mysticeti, Balaenidae)*. Acta zool. (Stockholm) 46: 245-272 (1964).
 - *Morphologie des Gehirnes des Seiwals, Balaenoptera borealis LESSON (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae)*, J. Hirnforsch. (Berlin) 1965, im Druck.
 - *Morphologie des Gehirnes des Buckelwals, Megaptera novaeangliae BOROWSKI (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae)*. J. Hirnforsch. (Berlin) 1965, im Druck.
-



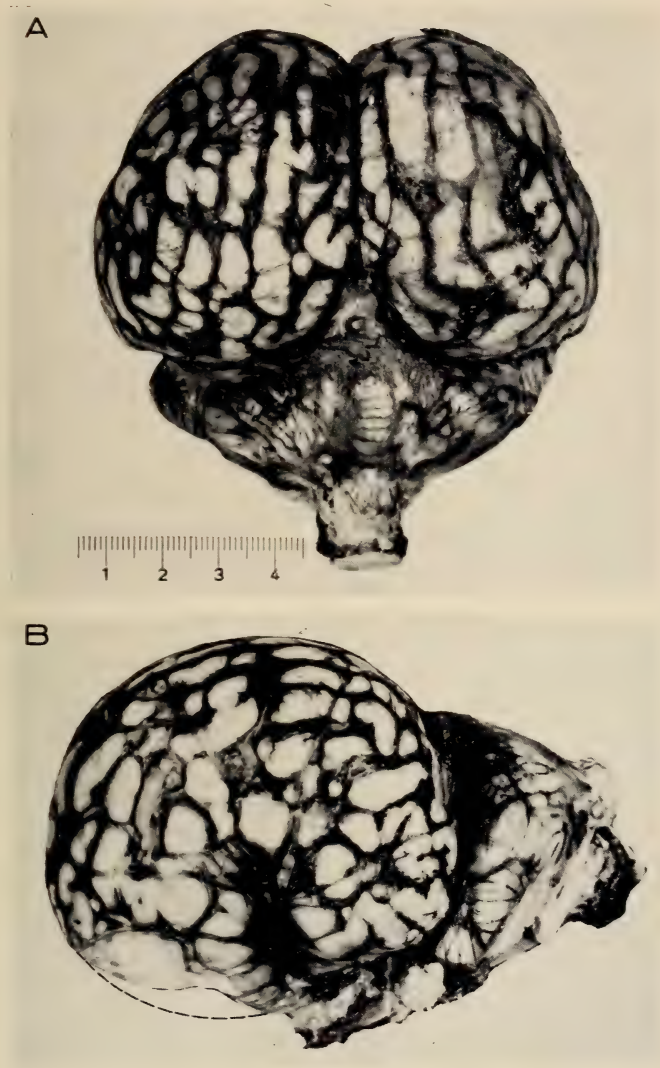
TAFEL 1

Dorsale (A), basale (B) und rechts-laterale Zeichnung des Gehirnes von Platanista gangetica (nach Anderson, 1878).



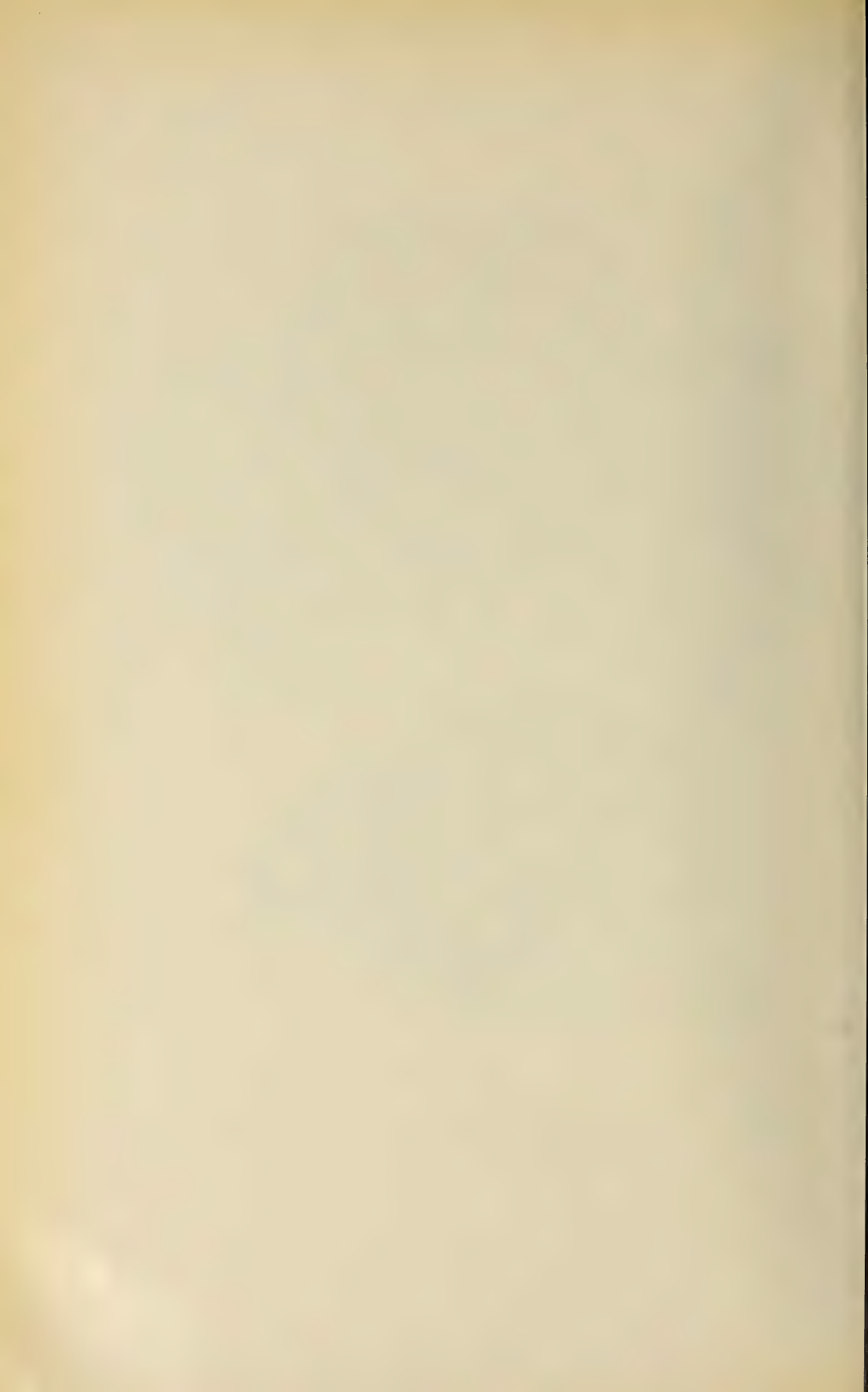
TAFEL 2

Dorsale (A) und basale (B) Aufnahme des Gehirnes von Platanista gangetica (T.326, Collectio G. Pilleri). Dorsale Dura zum Teil entfernt, basale Dura in situ belassen.



TAFEL 3

Dorsale (A) und laterale (B) Aufnahme des Gehirnes von Platanista gangetica (T.326, Collectio G. Pilleri) ohne Dura.



Notes sur *Tadarida teniotis* (Raf.)
(Mammalia, Chiroptera) — I. Systématique,
paléontologie et peuplement,
répartition géographique

par

V. AELLEN

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 5 figures dans le texte et 1 planche hors-texte

INTRODUCTION

La trouvaille inattendue de deux molosses de Cestoni (*Tadarida teniotis*) au col de Bretolet, en Valais, à près de 2000 m d'altitude, en août 1958 (cf. AELLEN, 1962), suivie en 1961 et les années suivantes d'une demi-douzaine d'autres captures au même lieu, est le prétexte des notes qui suivent. Celles-ci, relevant en grande partie d'un travail de compilation, résument l'état actuel de nos connaissances sur cette remarquable espèce de chauve-souris; elles en constituent une sorte d'essai monographique. Les renseignements recueillis dans la littérature proviennent de sources très diverses, souvent anciennes, et de valeur très inégale. Il m'a semblé utile de réunir dans un seul travail tout ce qui a été écrit de sérieux et d'intéressant sur cette espèce, dans l'espoir qu'il pourra servir de base à de futures recherches et publications.

C'est un agréable devoir de remercier ici les personnes qui m'ont donné une aide précieuse et toujours aimable, ou qui m'ont fourni d'utiles renseignements. M. R. W. Hayman, du British Museum,

m'a donné accès aux collections de chiroptères. M. H. S. Torii, de l'Institut de Spéléologie de Tokyo, m'a procuré un travail de ABE (1944) et m'en a traduit le texte japonais. M. E. Balcells R, de l'Université de Barcelone, m'a fourni l'article de COMPTE SART et divers renseignements. M. P. Beron, de Sofia, m'a traduit l'article en langue bulgare de KALČEV & BEŠKOV et m'a procuré une traduction du passage relatif au molosse du travail de BOGDANOV (1953) que je n'ai pu obtenir. MM. D. Jordano et R. Pozo Lora, de la Faculté d'Art vétérinaire de Cordoue, m'ont fait don de deux molosses d'Espagne. M. E. Burnier, de Genève, m'a fait part de ses observations inédites de molosses en Yougoslavie. M. H. Tachet, du Centre Régional de Bagueage de Lyon, m'a soumis le molosse trouvé dans l'Ain en 1965. Je n'oublie pas de remercier aussi tous ceux qui, au col de Bretolet, se sont dévoués pour capturer les chauves-souris, en vue principalement de les baguer, mais aussi pour diverses études (chromosomes, parasites, etc.), et par conséquence pour l'enrichissement des musées.

* * *

Les notes suivantes constituent la première partie du travail; elles seront suivies, je l'espère, de chapitres sur la morphologie et la biologie.

SYSTÉMATIQUE

Tadarida (Tadarida) teniotis (Rafinesque, 1814) est la seule espèce européenne de la famille des Molossidés, dont la répartition s'étend à toutes les régions biogéographiques de la Terre, mais principalement à sa moitié méridionale.

Le genre *Tadarida* Rafinesque (1814), dont *Nyctinomus* E. Geoffroy (1818), *Dinops* Savi (1825) et *Dysopes* Cretzschmar (1826) sont des synonymes, comprend actuellement 57 espèces réparties en 4 sous-genres:

Tadarida (sensu stricto) Rafinesque (1814), 18 espèces

Mops Lesson (1842), 16 espèces

Mormopterus Peters (1865), 11 espèces

Chaerephon Dobson (1874), 12 espèces.

Les 18 espèces de *Tadarida* (sensu stricto) se répartissent en 36 sous-espèces dans les régions suivantes:

Amérique du Nord	4 espèces
Amérique centrale	4 »
Amérique du Sud	5 »
Europe	1 »
Afrique du Nord	2 »
Afrique noire et Madagascar	9 »
Asie	3 »
Australie et Nouvelle Guinée	1 »

Nous examinerons plus loin la répartition géographique précise de *Tadarida teniotis*.

La première mention de notre espèce remonte à RAFINESQUE (1814), qui la décrit sous le nom de *Cephalotes teniotis* avec la Sicile comme localité typique. Cependant, durant trois quarts de siècle, cette description passe presque inaperçue et rares sont les auteurs qui pensent à rapprocher le *Cephalotes teniotis* de RAFINESQUE du *Dinops Cestoni* de SAVI, décrit en 1825. C'est, en effet, le nom spécifique donné par ce dernier auteur qui est utilisé pendant tout le 19^e siècle; la localité typique de *Dinops Cestoni* est Pise.

C'est seulement en 1891 que THOMAS établit la synonymie de *D. Cestoni* et *C. teniotis*, bien qu'en 1854 GERVAIS écrivait déjà: « [*Molossus Cestoni*] est sans doute l'animal que RAFINESQUE avait appelé *Tadarida taeniotis* ... ». Même DOBSON (1876a) dans sa monographie ignore totalement l'espèce de RAFINESQUE.

TEMMINCK décrit en 1826 son *Dysopes rupelii* (loc. typique: Egypte) et pense qu'il est probablement un synonyme de *Dinops Cestoni*. Ce n'est pas l'avis de SAVI (1828) qui voit dans les deux chiroptères, non seulement des espèces, mais encore des genres distincts.

SCHINZ (1840), ignorant magnifiquement les lois de priorité, baptise à nouveau le molosse de Cestoni sous le nom de *Dysopes Savii*, croyant sans doute rendre ainsi hommage au descripteur du molosse, mais encombrant inutilement la nomenclature.

A l'occasion d'une trouvaille exceptionnelle à Bâle, SCHNEIDER (1871) voit dans le spécimen de molosse qu'il examine le type d'une variété nouvelle qu'il nomme *Dysopes Cestonii* var. *nigro-griseus*.

Enfin, plusieurs auteurs, et non des moindres, ont mis en synonymie de *Dysopes* (ou *Nyctinomus* ou *Tadarida*) *cestonii* (ou *teniotis*) le *Dysopes rueppelli* (ce qui est correct) et encore en synonymie du *cestonii* ou du *rueppelli* ou des deux, le *Dysopes Midas* Sundevall (1843, loc. typique: Bahr-el-Abiad, Soudan), ce qui ne se justifie pas. DOBSON (1876a, 1878), THOMAS (1891), SCHULZE (1897) et ALLEN (1939), entre autres, ont commis cette erreur, qui a entraîné des confusions jusqu'à ces dernières années. Ainsi, par exemple, ROSEVEAR (1953) cite *Tadarida rueppelli* dans le nord-est du Nigeria, où cette espèce ne se rencontre pas, mais où *Tadarida midas* a été signalé. Ces confusions sont d'autant plus regrettables, qu'elles auraient pu être facilement évitées, si l'on avait tenu compte des mises au point de DE WINTON (1901), SENNA (1905), THOMAS (1913), etc. DE WINTON, en particulier, dans sa revision des espèces du genre *Nyctinomus* (= *Tadarida*) considère *teniotis* et *midas* comme des espèces parfaitement distinctes appartenant même à des sections différentes. THOMAS (1913), dans sa classification des Molossidés, reconnaît aussi la validité des deux espèces puisqu'il place *teniotis* dans le genre *Nyctinomus* et *midas* dans le genre *Mops*. ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951), enfin, n'entrent pas dans les vues d'ALLEN (1939) et, tout en semblant ignorer les mises au point citées ci-dessus, reconnaissent les deux espèces. Ils se basent sur l'examen parfaitement correct de R. W. Hayman qui a comparé les crânes de *teniotis* et de *midas* avec la description et les figures originales de *rueppelli*, et qui arrive à la conclusion que ALLEN a manifestement commis une erreur en plaçant *midas*, qui est un vrai *Mops*, dans la synonymie de *rueppelli*, qui est un *Tadarida* sensu stricto.

L'emploi de *Tadarida* comme nom de genre à la place de *Nyctinomus* remonte à 1914, lorsque LYON démontra que le premier antédait le second. Mais, cette utilisation ne s'est généralisée que ces dernières années; en effet, *Tadarida* est encore ignoré dans plusieurs travaux fondamentaux ultérieurs à 1914 (cf. WEBER, 1928; OGNEV, 1928; ALLEN, 1939; etc.).

L'on est donc bien d'accord actuellement pour nommer le seul Molossidé d'Europe *Tadarida teniotis*. Cependant, la non-recon-

naissance pendant des décennies du nom attribué par RAFINESQUE a eu pour conséquence que les noms vulgaires actuels en langues italienne et française sont la traduction du nom scientifique sous lequel le molosse a été nommé pendant si longtemps: molosso del Cestoni et molosse de Cestoni. Souhaitons que ces noms ne subissent pas le sort du nom scientifique et que l'on n'en vienne pas à une absurdité semblable à celle de « gécine vert », nom appliqué un certain temps au pic vert, parce qu'il porta une fois le nom latin de *Gecinus viridis*.

ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) reconnaissent 4 sous-espèces. Nous verrons ci-dessous qu'on peut en ramener le nombre à trois. Pour plus de clarté, je discute par ordre chronologique toutes les formes actuellement rapportées (au moins in parte) à *Tadarida teniotis*.

Cephalotes teniotis Rafinesque — Précis Découv. Som. zool. bot., Palermo: 12, 1814. Loc. typique: Sicile.

Voir ci-dessus. C'est la première description de l'espèce que RAFINESQUE rapporte, dans le même travail (p. 55), à son nouveau genre *Tadarida* dans les termes suivants: « ... s'il [*Cephalotes teniotis*] compose un genre particulier, il faudra le nommer *Tadarida teniotis* ». L'espèce *teniotis* constitue donc le type du genre *Tadarida*.

Dinops Cestoni Savi — N. Giorn. Lett., Pisa 10 (Sci.): 235, 1825. Loc. typique: Pise, Italie.

Voir ci-dessus. Le genre *Dinops* Savi (loc. cit., 1825) est un synonyme de *Tadarida* Raf. et l'espèce *cestonii* est rapportée par THOMAS (1891) à *teniotis* Raf.

Dysopes rupelii Temminck — Monogr. Mammal., Paris 1: 224, pl. 18, 1826. Loc. typique: Egypte.

L'auteur lui-même (Additions et corrections, loc. cit.: 265) pense que sa nouvelle espèce est un synonyme du *Dinops cestonii*, à l'encontre de l'opinion de SAVI (1828). SUNDEVALL (1843), GERVAIS (1854), KOLENATI (1860), DOBSON (1878), JENTINK (1888), etc. mettent *rueppelli* dans la synonymie de *cestonii*.

ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) considèrent *rueppelli* comme une sous-espèce de *teniotis*. Ils sont suivis dans ce sens par SANBORN & HOOGSTRAAL (1955) et par HOOGSTRAAL (1962). Tout récemment, LEWIS & HARRISON (1962) ont comparé des séries de

molosses d'Égypte, du Proche-Orient et du Portugal; ils admettent que tous ces spécimens sont semblables dans leurs caractères essentiels et ne diffèrent pas d'une manière significative, tant dans les mensurations externes que dans celles du crâne; ils retiennent toutefois la forme *rueppelli* comme sous-espèce pour les populations d'Égypte et du Proche-Orient, en précisant qu'elle ne se différencie de la forme typique que par une coloration du dos nettement plus pâle, sans brun-roux. HILL (1964b) vient de référer aussi les spécimens du Maroc à *T. teniotis rueppelli*, en se basant seulement sur la coloration qui ne présente pas le ton brunâtre chaud des spécimens européens.

J'admets provisoirement cette façon de voir, bien que je ne sois pas persuadé de la valeur d'un tel caractère pour déterminer à lui seul une sous-espèce. Lors d'un séjour à Londres (9.III.1961), j'ai examiné les *Tadarida teniotis* (sensu lato) du British Museum et j'ai pu me convaincre que plusieurs spécimens égyptiens présentaient une couleur tout à fait semblable à celle de spécimens européens. Cependant, n'ayant pas eu en mains du matériel frais de la forme *rueppelli*, je me range pour le moment à l'avis autorisé de LEWIS & HARRISON et de HILL.

Dysopes Savii Schinz — Europ. Fauna, Stuttgart 1: 5, 1840.

SCHINZ substitue simplement ce nouveau nom à celui de *Dinops cestonii*. Il donne une courte description qui n'ajoute rien à celle de SAVI.

Dysopes Midas Sundevall — Kongl. Svenska Vet.-Acad. Handl, 1842, Stockholm: 207, pl. 2, 1843. Loc. typique: Bahr-el-Abiad. Soudan.

L'auteur compare sa nouvelle espèce surtout à *Dysopes cestonii*. Nous avons vu plus haut que *Tadarida midas* appartient au sous-genre *Mops*, et que c'est à tort que beaucoup d'auteurs ont mis cette espèce en synonymie de *Tadarida teniotis*. SCHULZE (1897) utilise même le nom de *Dysopes midas* et place *Dinops cestonii* dans les synonymes.

Nyctinomus ventralis Heuglin — Nov. Act. Acad. Caes. Leop.-Carol., Halle 29 (8): 4, 11, 1861. Loc. typique: près de Keren, Érythrée.

DOBSON (1878) place cette espèce dans la synonymie de son *Nyctinomus cestonii*, THOMAS (1891) dans celle de son *Nyctinomus*

taeniotis et ALLEN (1939) dans celle de son *Mops rüppellii*. Mais, en réalité, il s'agit d'un synonyme de *Tadarida midas*, comme l'a pensé DE WINTON (1901) et comme l'a démontré SENNA (1905).

Nyctinomus insignis Blyth — J. asiat. Soc. Bengal 30: 90, 1861. Loc. typique: Amoy, Fou-kien, Chine.

L'auteur compare sa nouvelle espèce à *Nyctinomus plicatus*, des régions orientale et australienne. Cependant, SWINHOE (1870), qui avait procuré le spécimen type, et qui semble ignorer la description de BLYTH, écrit qu'il ressemble beaucoup à la figure du *Dysopes rueppellii* de TEMMINCK, et c'est sous ce dernier nom qu'il le cite. On retrouve ce spécimen sous les noms de « Chinese Molossus » dans GIGLIOLI (1864), de *Nyctinomus cestonii* dans DOBSON (1876b et 1878), auteurs qui n'ont également pas eu connaissance de la description de BLYTH de 1861.

OGNEV (1928), qui décrit sous le nom de *Nyctinomus insignis* deux ♂♂ de Corée présentés au musée de Moscou par le Dr Isaev, dit que cette forme diffère de *teniotis* par des dimensions générales plus grandes, aussi bien pour le crâne que pour l'avant-bras; le crâne, d'autre part, aurait la partie nasale plus développée; la coloration, enfin, serait quelque peu différente. D'après les mesures publiées par l'auteur russe, la forme *insignis* apparaît, en effet, un peu plus grande, surtout par le crâne, que la forme typique. Les différences ne semblent toutefois pas justifier une séparation spécifique, comme l'admet OGNEV.

Plus récemment, ALLEN (1938) considère aussi *insignis* comme sous-espèce de *Nyctinomus teniotis*. C'est également cette voie qu'ont suivie ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1954) et que j'adopte ici.

Les différences de grandeur entre les deux formes, constatées par OGNEV, se trouvent confirmées par les mesures publiées il y a quelques années par VON LEHMANN (1955) concernant deux spécimens de Chine, et aussi par HILL (1964a) sur un molosse du nord de l'Inde. C'est toutefois ABE (1961) qui a noté, le premier semble-t-il, une proportion légèrement différente, de caractère subs spécifique à son avis, entre *teniotis* et *insignis*: chez le dernier, le crâne est proportionnellement plus étroit.

Dysopes Cestonii var. **nigro-griseus** Schneider — N. Denkschr. allgem. schweiz. Ges. gesamt. Naturwiss. 24 (4): 5, pl., 1871.
Loc. typique: Bâle, Suisse.

Basée sur l'examen d'un seul spécimen, la description de cette forme correspond en tous points à celle de *teniotis* typique, sauf par la couleur qui est plus foncée que celle des molosses d'Italie.

DOBSON (1878), suivi de CAMERANO (1905), de MILLER (1912), etc., met cette variété en synonymie de *Nyctinomus cestonii*. ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) l'incluent dans les synonymes de *T. t. teniotis*.

Tadarida latouchei Thomas — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 5: 283, 1920.

Loc. typique: Chin-wang-tao, NE Chihli, Chine.

THOMAS compare sa nouvelle espèce à *T. teniotis*; elle serait en tous points semblable, mais de proportions plus faibles. De l'aveu même de son propre descripteur, le type de *latouchei* est un « young adult male (basilar suture not quite closed) »; aussi, ALLEN (1938) n'hésite-t-il pas à le considérer comme synonyme de *Nyctinomus teniotis insignis*. Il est suivi dans cette voie par ELLERMAN & MORRISON-SCOTT et par IMAIZUMI (1960).

Tadarida teniotis caecata Thomas — Ann. Mag. nat. Hist. (9) 10: 392, 1922. Loc. typique: vallée du Mékong, env. 28° 20' Lat. N, 2130 m d'altitude, Chine.

« Tout à fait pareil pour la taille et les caractères généraux au vrai *teniotis*, mais couleur beaucoup plus foncée », telle est la diagnose de l'auteur.

ALLEN (1938) et ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) maintiennent encore cette forme comme sous-espèce de *T. teniotis*. ABE (1944), cependant, pense qu'il s'agit de *T. teniotis insignis*, de même d'ailleurs que le *T. latouchei*. C'est cet avis que je suis dans le présent travail.

Tadarida septentrionalis Kishida — Zool. Mag., Tokyo 43: 379, 1931.

Loc. typique: Corée septentrionale.

Je n'ai pas vu le travail original, mais ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) considèrent cette désignation comme un nomen nudum et la placent dans la synonymie de *T. teniotis insignis*.

* * *

En résumé, on constate que l'espèce *Tadarida teniotis* (Raf.) ste très constante, dans ses formes et ses proportions, dans toute sa vaste aire de répartition géographique qui comprend la région

méditerranéenne et une grande partie de l'Asie. Les sous-espèces reconnues ne se distinguent entre elles que par la couleur plus ou moins foncée, grise ou rousse, caractère très discutable lorsqu'il est seul à déterminer la valeur d'une sous-espèce. Cependant, la forme orientale, *insignis*, paraît être de taille légèrement supérieure et son crâne présente des proportions un peu particulières; elle se trouve ainsi mieux différenciée des formes occidentales que celles-ci entre elles. D'autre part, elle s'en trouve isolée géographiquement par un hiatus comprenant toute la Sous-région centralasienne¹; Turkestan chinois, Tibet, Chine occidentale, Mongolie. Il est vrai que la prospection zoologique n'a pas été très poussée dans ces pays.

Dans la seconde partie de ce travail, au chapitre de la morphologie, on trouvera la description des caractères et les mensurations comparées de ces différentes sous-espèces.

La nomenclature admise ici est la suivante:

Tadarida teniotis teniotis (Rafinesque, 1814)

Cephalotes teniotis Rafinesque, 1814.

Dinops Cestoni Savi, 1825.

Dysopes Savii Schinz, 1840.

Dysopes Cestonii var. *nigro-griseus* Schneider, 1871.

Répartition: bassin méditerranéen européen.

Tadarida teniotis rueppelli (Temminck, 1826)

Dysopes rupelii Temminck, 1826.

Répartition: Afrique du nord, Proche-Orient et Moyen-Orient.

Tadarida teniotis insignis (Blyth, 1861)

Nyctinomus insignis Blyth, 1861.

Tadarida latouchei Thomas, 1920.

Tadarida teniotis caecata Thomas, 1922.

Tadarida septentrionalis Kishida, 1931.

Répartition: Extrême-Orient et (?) NW de l'Inde.

¹ Voir note à la page 131.

Ajoutons que *Tadarida teniotis* a été cité sous les noms scientifiques suivants, l'orthographe ayant été uniformisée et corrigée selon les règles du Code international de nomenclature zoologique (1961):

<i>Cephalotes teniotis</i>	<i>Nyctinomus cestonii</i>
<i>Dinops cestonii</i>	<i>Nyctinomus insignis</i>
<i>Dinops cestonii nigrogriseus</i>	<i>Nyctinomus rueppelli</i>
<i>Dysopes cestonii</i>	<i>Nyctinomus teniotis</i>
<i>Dysopes cestonii nigrogriseus</i>	<i>Nyctinomus teniotis insignis</i>
<i>Dysopes midas</i>	<i>Nyctinomus ventralis</i>
<i>Dysopes rueppelli</i>	<i>Tadarida latouchi</i>
<i>Dysopes savii</i>	<i>Tadarida rueppelli</i>
<i>Dysopes ventralis</i>	<i>Tadarida septentrionalis</i>
<i>Harpyia teniotis</i>	<i>Tadarida teniotis</i>
<i>Molossus cestonii</i>	<i>Tadarida teniotis caecata</i>
<i>Molossus rueppelli</i>	<i>Tadarida teniotis insignis</i>
<i>Mops rueppelli</i>	<i>Tadarida teniotis rueppelli.</i>

Pour clore ce chapitre, je donne ci-dessous, avec leur étymologie, les noms vulgaires que j'ai trouvés dans les diverses langues européennes:

Allemand:	<i>Faltlippen-Fledermaus</i> (chauve-souris à lèvres plissées). <i>Mittelländischer, Savischer, Rüppellscher Grämmler</i> (grognon de la Méditerranée, de Savi, de Rüppell). <i>Bulldoggfledermaus</i> (chauve-souris bouledogue). <i>Hundsmaul, Savisches Hundsmaul</i> (gueule de chien, gueule de chien de Savi). <i>Doggenrämler</i> (grognon dogue).
Anglais:	<i>European free-tailed bat</i> (chauve-souris à queue libre d'Europe). <i>European wrinkle-lipped bat</i> (chauve-souris à lèvres plissées d'Europe). <i>Bulldog shaped bat</i> (chauve-souris bouledogue).
Bulgare:	<i>Buldogovijat prilep</i> (chauve-souris bouledogue).

- Espagnol: *Murcielago rabudo* (chauve-souris à longue queue).
- Français: *Molosse*, *molosse de Cestoni*, *molosse de Rüppell* (molosse: chien du pays des Molosses, en Epire).
Nyctinome (du grec *nyx*, *nyctos*, la nuit et *nome*, nourriture: qui se nourrit la nuit).
- Hollandais: *Bulvleermuis* (chauve-souris bouledogue).
- Italien: *Molosso di ou del Cestoni* (molosse, voir à français).
- Portugais: *Morcego* (chauve-souris, terme général).
- Russe¹: *Shirokoïkhij skladchatogub* (de *shirokij*, large, *ukho*, oreille, *skladka*, pli et *guba*, lèvre: [chauve-souris] à lèvres plissées à larges oreilles). *Skladchatoguby* = *Tadarida*.
Buldogovoj letuchaja mysh' (de *letuchij*, volant et *mysh'*, souris: chauve-souris bouledogue). *Letuchaja mysh'* = chauve-souris.
- Tchèque: *Netopýr vrásopyskatý* (de *netopýr*, chauve-souris, *vraska*, pli et *pysk*, lèvre: chauve-souris à lèvres plissées).

L'étymologie des principaux noms scientifiques appliqués au molosse de Cestoni est la suivante:

Tadarida: vient de « taddarida », nom sous lequel la chauve-souris (en général) est désignée dans diverses parties de la Sicile.

Rappelons que la localité typique du molosse est précisément la Sicile.

teniotis: du grec *tainia*, bandelette et *oûs*, *ôtos*, oreille: à oreille en bandelette; par extension: à oreille plissée.

Dinops: du grec *dein*, *deinos*, repoussant et *ops*, *opos*, visage, face: à face repoussante. L'auteur du terme, SAVI, donne lui-même l'étymologie suivante: *qui truci est vultu*.

cestonii: en l'honneur de Giacinto Cestoni, naturaliste de Livourne, ami de Redi.

Nyctinomus: du grec *nyx*, *nyctos*, la nuit et *nome*, nourriture: qui se nourrit la nuit.

Dysopes: du grec *dusôpeô*, j'inspire l'horreur par mon aspect.

¹ Pour la transcription des caractères cyrilliques en alphabet latin, voir Bull. zool. Nomencl. 11: 7-18, 1955.

PALÉONTOLOGIE ET PEUPLEMENT

Palaeonycteris robustus Pomel, de l'Aquitanién supérieur (Oligocène) de Saint-Gérard-Le-Puy (Allier) est considéré encore par les auteurs du début du siècle comme un représentant des Vespertilionidés ou plus souvent des Molossidés. En réalité, c'est une espèce composite et REVILLIOD (1920) a montré que le fragment de crâne, qui seul doit conserver le nom de *Palaeonycteris robustus*, appartient à un Rhinolophidé. Par contre, les mandibules et les fragments d'os longs sont ceux d'un Molossidé que REVILLIOD a redécrit sur la base de matériaux plus riches sous le nom de *Nyctinomus stehlini*. C'est une espèce de petite taille (radius, moyenne 39,2 mm) possédant seulement deux paires d'incisives inférieures.

REVILLIOD (1920) a décrit un second Molossidé plus récent. Alors que *Nyctinomus stehlini* provient de l'Oligocène, *Nyctinomus helveticus* a été trouvé dans le Miocène (Vindobonien supérieur) d'Anwil, dans le canton de Bâle-Campagne. Il s'agit aussi d'une espèce relativement petite (un peu plus grande que *stehlini*) connue seulement par quelques fragments de maxillaires supérieurs et de mandibules. Cette espèce devait posséder aussi seulement deux paires d'incisives inférieures.

Il ne semble pas que l'on puisse faire dériver l'espèce actuelle *Tadarida teniotis* de l'un ou de l'autre de ces Molossidés fossiles européens. L'origine phylogénétique du molosse de Cestoni reste tout à fait inconnue, comme d'ailleurs celle de la plupart de nos chauves-souris. On peut, cependant, supposer que notre molosse dérive d'une souche africaine. Nous avons vu (page 2) que c'est ce continent qui abrite actuellement le plus grand nombre d'espèces du sous-genre *Tadarida*, soit 9 espèces pour 3 en Asie.

Quelques auteurs italiens se sont déjà occupés de l'origine du molosse en Italie. BETTONI (1880) pense que l'aire primitive doit être africaine; de l'Égypte, il se serait répandu en Sicile et en Sardaigne et de là à la région de Naples et, en remontant la côte tyrrhénienne, jusqu'en Ligurie; il aurait atteint la région de Brescia et de Bergame en traversant les Apennins. La diffusion du molosse en dehors de son aire primitive serait peut-être un fait récent, se manifestant encore actuellement. Pour CAMERANO (1905), au contraire, le molosse ne serait pas actuellement en train de se

répandre dans le sud de l'Europe, mais aurait occupé autrefois une aire de répartition plus vaste, lorsque la configuration des terres émergées et des mers était différente, dans le grand bassin méditerranéen.

La trouvaille de Miss D. Bate à Gibraltar permet seulement d'affirmer que le molosse est établi sur le pourtour de la Méditerranée depuis le Moustérien. *Nyctinomus teniotis* a été trouvé, en effet, dans des couches attribuées au Moustérien à Devil's Tower, à Gibraltar. BATE (1928) précise que 4 rameaux mandibulaires ont été mis à jour; l'un conservait encore les 2 prémolaires et la canine. Il ne semblait y avoir des alvéoles que pour 2 incisives; mais l'auteur relève que la 3^e incisive inférieure est si petite chez cette espèce que, même si elle était présente à l'origine, elle ne laisserait pas nécessairement une trace. La mandibule conservant quelques dents mesurait 16,5 mm et ressemblait à celle des exemplaires récents.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Plusieurs auteurs ont publié des cartes de répartition de *Tadarida teniotis*. Mais, rares sont celles donnant une distribution générale de l'espèce. Ainsi, RYBERG (1947) publie une carte de la répartition mondiale des Molossidés, de laquelle on peut extraire, plus ou moins exactement, celle du molosse de Cestoni. La carte de KUZJAKIN (1950) est par trop sommaire; l'auteur russe n'indique que quatre localités européennes et il ne tient même pas compte de toutes les trouvailles en URSS. On trouvera des cartes régionales dans les travaux de GULINO & DAL PIAZ (1939) pour l'Italie, KUZJAKIN (1944) pour l'URSS, VAN DEN BRINK (1955) pour l'Europe occidentale, VERESHCHAGIN (1959) pour le Caucase, KAHMANN (1959) pour la Crète, DJULIĆ (1959) pour la Croatie, HARRISON (1964) pour la péninsule arabe.

La répartition géographique actuellement connue du molosse de Cestoni s'étend dans une zone comprise entre les 20° Long. W à 150° Long. E et les 20° Lat. N à 50° Lat. N. Dans cette zone, elle occupe les régions biogéographiques ¹ et les pays suivants:

¹ J'ai adopté, en partie, les termes proposés par JEANNEL: *Introduction à l'entomologie. III. Paléontologie et peuplement de la terre*. Edit. N. Boubée & C^{ie}, Paris, 1947.



FIG. 1.

Répartition géographique générale de *Tadarida teniotis*.

Région paléarctique	Région orientale
Sous-région méditerranéenne	IIa
Sous-région centralasienne	IIb
Sous-région paléarctique	IIc

I. Région paléarctique

a) Sous-région méditerranéenne

Madère, péninsule ibérique, France méridionale, Alpes suisses, Italie, Yougoslavie, Grèce, Bulgarie, Turquie, îles méditerranéennes, Russie (Crimée), Caucase (Russie, Géorgie, Azerbaïdjan), Ouzbékistan, Kazakhstan, Kirghizistan, Tadjikistan, Perse, Irak, Liban, Israël, Jordanie, Egypte, Algérie, Maroc.

b) Sous-région paléarchéarctique

Russie (Vladivostok), Corée, Japon, Chine (Ho-pé, Chantoung, Yunnan).

II. Région orientale

a) Sous-région indienne

Inde (Darjeeling).

b) Sous-région indochinoise

Chine (Fou-kien).

La sous-espèce typique habite la Sous-région méditerranéenne, à l'exception de l'Afrique du nord, du Proche-Orient et du Moyen-Orient où vit *T. t. rueppelli*. La sous-espèce *insignis* est propre à l'Asie orientale.

On peut affirmer que *Tadarida teniotis* est une espèce purement paléarctique. Son intrusion dans la Région orientale (Sous-région indochinoise) a pu se faire par la côte où n'existent pas d'obstacles naturels. La trouvaille de Darjeeling, bien que faite dans la Sous-région indienne, a eu lieu dans une zone montagneuse limitrophe, proche de la Région paléarctique; elle ne doit pas trop nous étonner depuis que l'on connaît les possibilités de déplacements du molosse par-dessus les Alpes suisses.

Il me semble utile de revoir en détail la répartition dans chaque pays.

Madère

DOBSON (1878) indique cette île dans l'habitat de *Nyctinomus cestonii*.

Portugal

DE SEABRA (1900 et 1910) cite des spécimens à Cintra et Alcochete (Estrémadure), à Coimbra et Covilha (Beira). MILLER (1912) a examiné 2 ♀♀ de Cintra et THEMIDO (1928) en indique 8 spécimens portugais, dont 6 de Coimbra, dans les collections du Musée zoologique de cette dernière ville. Lors d'une rapide visite à ce musée, en automne 1964, j'ai encore noté un molosse ♂ capturé le 7. XII. 1934 probablement aux environs.



FIG. 2.

Répartition géographique de *Tadarida teniotis* dans la péninsule Ibérique.

Gibraltar

Nous avons vu que BATE (1928) a identifié des restes osseux de *Tadarida teniotis* dans des couches moustériennes à Devil's Tower. On peut supposer que l'espèce habite encore Gibraltar.

Espagne

On ne connaît pas moins de 16 localités en Espagne, aussi bien sur la côte méditerranéenne que dans le centre de la péninsule (cf. CABRERA, 1914; AGUILAR-AMAT, 1924; COMPTE SART, 1958; POZO LORA, 1960). Pour NAJERA ANGULO (1946), *Tadarida teniotis* habite les districts biogéographiques pyrénéen, cantabrique, central, bétique, orospédanien et édétanien. Ce n'est que récemment que le molosse a été découvert dans les îles Baléares (COMPTE SART, 1958).

A ma demande, le Dr Rodrigo Pozo Lora, par l'intermédiaire du Prof. Diego Jordano, de la Faculté d'Art vétérinaire de Cordoue, a eu la grande amabilité de me procurer deux spécimens ♀♀ de molosses capturés en automne 1962 dans le bâtiment même de la Faculté (cf. POZO LORA, 1960).

Les trouvailles en Espagne peuvent se résumer ainsi:

Vieille-Castille: Valladolid, Ségovie.

Catalogne: Gérone, Caldas de Montbuy, Teya, Masnou, Barcelone.

Nouvelle-Castille: Guadalajara, Madrid, L'Escorial.

Andalousie: Cabra, Cordoue, Séville.

Murcie: Murcie.

Valence: Valence.

Baléares: Son Españolet (Majorque).

France

SIÉPI (1889, 1890) est le premier à avoir signalé le molosse dans le sud de la France. DE SEABRA (1900) ajoute une nouvelle trouvaille, et enfin tout récemment, KÖNIG & KÖNIG (1962) signalent des stations inédites fort intéressantes. Les trouvailles en France étant très peu nombreuses, il vaut la peine de les passer en revue l'une après l'autre.

La Lieue, près de Brignoles, Var — 1 spécimen tué d'un coup de fusil en automne 1883 (SIÉPI, 1889a et 1889b).

alentours du Château Denis (muséum) à Hyères, Var — 1 spécimen en janvier 1888 (SIÉPI, 1889a et 1889b).

Plage (ou place ?) d'Hyères, Var — 1 ♂ mort le 21. IV. 1888 (SIÉPI, 1889a et 1889b).

Les Caillols, à 7 km à l'E du port de Marseille, Bouches-du-Rhône — 1 ♂ le 14. IX. 1888 (SIÉPI, 1889a et 1889b).

Place Saint-Martin, au centre de Marseille — 1 ♂ vivant le 7. X. 1889 (SIÉPI, 1889b).

La Treille, 12 km ENE du port de Marseille, Bouches-du-Rhône — 1 ♂ juv. tué d'un coup de feu le 26. X. 1889 (SIÉPI, 1889b).

Roubacapéou, près du port de Nice, Alpes-Maritimes — 1 ♀ vivante le 15. X. 1889 (SIÉPI, 1890).

La Cadière, 6 km N Bandol, Var — 1 ♀ en 1889, au musée national de Lisbonne (DE SEABRA, 1900).

Nice, Alpes-Maritimes — 1 spécimen au musée de Florence (LANZA, 1959).

Pont du Gard, Gard — plusieurs spécimens observés ou capturés en été 1960 et 1961 (KÖNIG & KÖNIG, 1962).

Pont d'Arc, sur l'Ardèche, près de Vallon, Ardèche — 1 ♀ le 23. VIII. 1961 (KÖNIG & KÖNIG, 1962).

Environs de Cannes, Alpes-Maritimes — plusieurs spécimens observés ou capturés par W. et B. Issel depuis 1956 (KÖNIG & KÖNIG, 1962 et renseignements inédits de W. Issel).

A ces trouvailles, il faut ajouter celles faites au col de Bretolet, à la frontière franco-suisse (Haute-Savoie-Valais) et relatées plus loin, et aussi une trouvaille récente, encore inédite, faite dans l'Ain: le 16 mars 1965, M. Christin abattait d'un coup de fusil un molosse en plein vol au lieu dit « Le Marais », dans la commune de Villebois (13 km SE d'Ambérieu). La chauve-souris a heureusement pu être récupérée par le Centre Régional de Baguage de Lyon et m'a été soumise par M. H. Tachet pour confirmer l'identification.

En résumé, on connaît actuellement 14 lieux de trouvaille en France: Haute-Savoie (1), Ain (1), Ardèche (1), Gard (1), Bouches-du-Rhône (3), Var (4), Alpes-Maritimes (3).

Jersey

DOBSON (1878) indique, dans les collections du British Museum, une peau d'un spécimen adulte de molosse provenant de l'île de Jersey; il met toutefois un point d'interrogation après le lieu de trouvaille. Cette peau existe toujours au British Museum (n°

48.4.27.7) et j'ai eu l'occasion de l'examiner; il s'agit en fait d'un spécimen immature. Bien que faite largement en dehors de l'aire normale de répartition, cette trouvaille est toutefois plausible. GULINO (1938) pense que l'animal a pu être dérivé de son habitat naturel par de forts vents venant du sud.

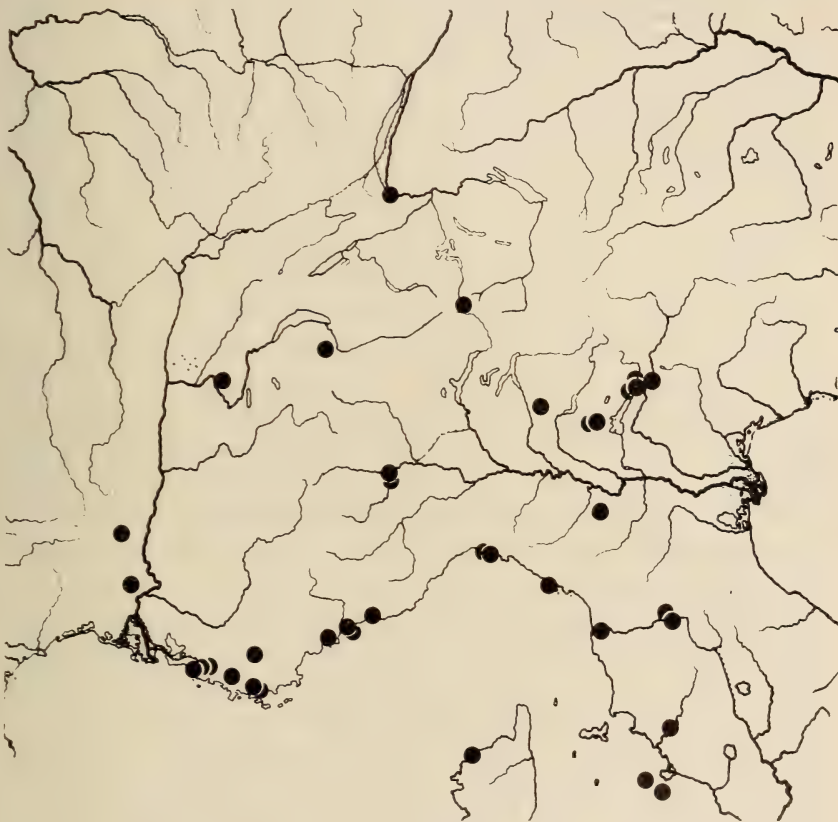


FIG. 3.

Répartition géographique de *Tadarida teniotis* en France, Suisse et Italie du nord.

Suisse

Jusqu'à ces dernières années, on ne connaissait que deux captures certaines de *Tadarida teniotis* en Suisse, toutes deux

attribuées généralement à un transport fortuit dans des ballots de marchandise.

La première trouvaille concerne un ♂ entré de nuit dans une chambre du deuxième étage d'une maison de Bâle, le 27 octobre 1869. SCHNEIDER (1871), qui relate cette capture avec soin, et qui a conservé l'animal en vie pendant quelques semaines, en fait le type d'une variété nouvelle. D'après FATIO (1872), l'animal aurait pu être importé, probablement accidentellement, avec des marchandises en provenance d'Italie.

La seconde capture est relatée par FATIO (1873 et 1882). Il s'agit, cette fois, d'une ♀ portante, trouvée abattue sur la neige, mais encore vivante, à 16 minutes de l'hospice du St-Gothard, versant nord, à 2000 m, en juin 1872. L'animal aurait été remis à de Sélys-Longchamps, qui passa peu de temps après dans la région. Cette trouvaille confirme FATIO dans son idée que l'animal a été transporté avec un ballot de marchandise ou par un ouragan.

J'ai vu au British Museum une peau de molosse (n° 47.7.8.23) dont l'étiquette d'origine porte l'indication de « St-Gotthard »; cette origine a été barrée ultérieurement. Comme, d'après l'étiquette, l'animal aurait été fourni par Tomes en 1860 (probablement achat Verreaux Frères), il ne peut s'agir de l'exemplaire signalé par FATIO. Y aurait-il eu deux captures de molosse au Gothard? Le spécimen du British Museum constituerait, dans ce cas, la première trouvaille pour la Suisse.

Il a fallu attendre plus de trois quarts de siècle pour que *Tadarida teniotis* soit signalé à nouveau dans notre pays. Le 11 août 1958, à 4 h du matin, un ♂ adulte jeune se prenait dans les filets de nylon tendus au col de Bretolet pour le baguement des oiseaux. Un deuxième animal, un ♂ bien adulte, était capturé dans les mêmes conditions le 27 août 1958 à 0 h 45 (AELLEN, 1962). J'ai pu obtenir ces deux chauves-souris vivantes et faire quelques observations; elles sont maintenant déposées au muséum de Genève (nos 946.1 et 949.7). Depuis lors, le molosse a été observé presque toutes les années au col de Bretolet. Les trouvailles dont j'ai eu connaissance sont les suivantes:

19. VIII. 1961, à minuit, un ♂ qui a été bagué

4. IX. 1962, à 2 h 00, un ♂ qui a été bagué

19. IX. 1963, un ♂ (muséum de Genève 1044.12)

22. IX. 1963, un ♂ (muséum de Genève 1044.13)

5. X. 1964, à 22 h 30, un ♂ subad. (muséum de Genève 1065.90)
automne 1964, un spécimen (musée de Lausanne).

Le col de Bretolet réunit à 1923 m d'altitude le val d'Illiez (Valais) et la vallée de la Dranse descendant à Morzine (Haute-Savoie); il est situé exactement à la frontière franco-suisse.

Ces nouvelles captures m'amènent à croire que celles faites le siècle passé, surtout celle du St-Gothard, ne sont pas dues à un transport passif. Le molosse doit faire des apparitions régulières dans les Alpes; à Bretolet, il est manifestement sur une voie de migration dans le sens Suisse → France.

Italie continentale

C'est dans ce pays que le molosse a été trouvé le plus souvent. On connaît une trentaine de lieux de trouvaille pour la péninsule.

Découvert d'abord en Toscane, il a été par la suite observé un peu partout, mais avec une prédominance nette pour les côtes ligurienne, tyrrhénienne et ionienne. Ce n'est que récemment qu'il est connu sur la côte adriatique (PASA, 1951).

Pour la région de Turin (Turin et Moncalieri essentiellement), GULINO (1938) a examiné 8 spécimens. Pour Gênes et les environs, DORIA (1887) signale 9 spécimens en 16 ans. SAVI (1828) connaissait 10 exemplaires de Pise, LANZA (1959) 6 de Florence et MONTICELLI (1886) 3 des environs de Naples.

Comme pour le sud de la France, on constate que *Tadarida teniotis* ne semble pas habiter les régions côtières plates, sans falaises rocheuses. Sur le versant adriatique, c'est justement à proximité immédiate d'une région escarpée, au pied du Mont Gargano, qu'il a été trouvé.

En tenant compte des travaux des auteurs suivants, on aura une liste complète des trouvailles: SAVI (1825, 1828), BONAPARTE (1837), COSTA (1843), SCHNEIDER (1871), CORNALIA (1874), BETTONI (1880, 1884), MONTICELLI (1886), DORIA (1887), GIACOMELLI (1900), CAMERANO (1905), LUCIFERO (1905), SENNA (1905), FESTA (1920), GULINO (1938), GULINO & DAL PIAZ (1939), AELLEN (1950), PASA (1951), KAHMANN (1959), LANZA (1959).

Piémont: Turin (Piazza Castello; Palazzo Carignano, etc.), Moncalieri (6 km S de Turin).

Lombardie: Sant'Alessandro (Brescia), Bornata (Brescia), environs de Bergame.

Trois Vénéties: Valle Lagarina (vallée de l'Adige, en aval de Trente), Rivano (Riva: sur la rive N du lac de Garde), Archese (Arco: 6 km N de Riva), valle di Ledro (près de Riva).

Ligurie: Grotta Florestano (Balzi Rossi = Grimaldi, près de Vintimille), Monte Gazzo (Borzoli, au N de Sestri Ponente près de Gênes), Gênes, La Spezia, Ligurie (sans précision).

Émilie: Parme.

Toscane: Florence (coupole du Dôme, etc.), Castello (5 km NW de Florence), Pise (Tour de Pise, etc.), Buriano (près de Grosseto, maremma senese), île del Giglio, île di Giannutri.

Latium: Rome.

Campanie: Naples (S. Sebastino, environs).

Calabre: Cotrone (souterrains du château), Isola Capo Rizzuto (crevasse du château), Monasterace (crevasse du château), Rossano, Corigliano.

Pouille: Grava di Siponto (Manfredonia).

Corse

Le molosse de Cestoni n'a pas réellement été trouvé en Corse, mais KAHMANN & GÖRNER (1956) écrivent: «... Cette chauve-souris fait partie de la faune de Corse d'après des observations menées dans la ville de Calvi (Corse occidentale) avec une vraisemblance qui confine à la certitude».

Sardaigne

BETTONI (1880) indique la Sardaigne sans préciser de localité. CAMERANO (1905) signale *Tadarida teniotis* à Capo di Cagliari (1825) et à Capoterra (W de Cagliari, 1822). Enfin, GULINO & DAL PIAZ (1939) le citent à Cagliari et à Siliqua (30 km NW de Cagliari).

Sicile

La Sicile est la localité typique du molosse (RAFINESQUE, 1814). BONAPARTE (1837), MALHERBE (1843), DOBSON (1878, 3 spécimens) en citent des exemplaires, sans préciser davantage l'endroit des trouvailles. GULINO & DAL PIAZ (1939) indiquent Palerme et Le Madonie. Les îles Lipari, au nord de la Sicile, sont aussi habitées par le molosse: DORIA (1887) signale une ♀ trouvée le 15. IX. 1878; c'est probablement le même spécimen qui est inventorié par LANZA (1959) et provenant de Pignataro (Lipari).

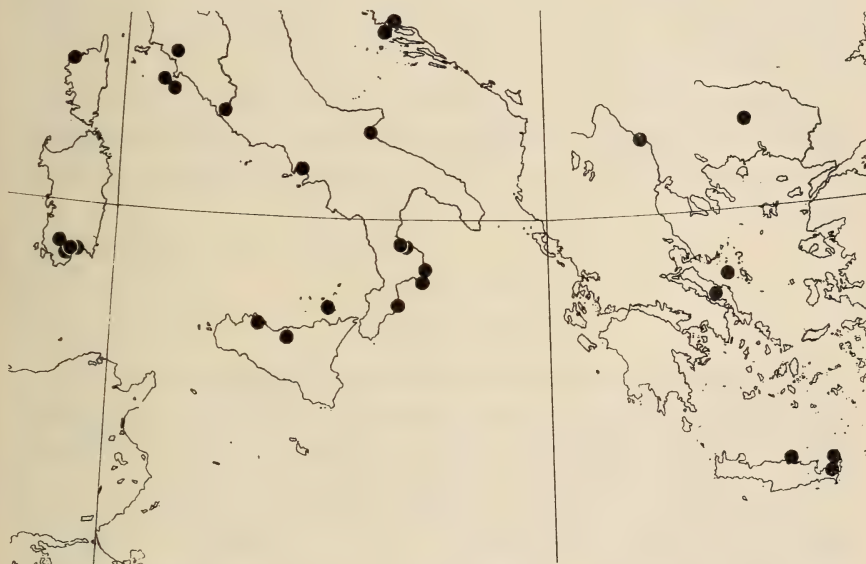


FIG. 4.

Répartition géographique de *Tadarida teniotis* en Italie du sud et dans la péninsule des Balkans.

Yougoslavie

KOLOMBATOVIĆ (1887) signale pour la première fois la présence du molosse en Yougoslavie: il obtient un ♂ à Spalato (Split) le 7. XI. 1887.

JENTINK (1888) en cite une ♀ ad. venant de Dalmatie, dans son catalogue des mammifères du musée d'histoire naturelle des Pays-Bas.

DJULIĆ (1959) indique, en plus du spécimen cité par KOLOMBATOVIĆ, un autre exemplaire trouvé le 12. X. 1888 dans l'île de Solta au large de Spalato.

Ce sont probablement ces deux spécimens de Split et environs que signalent DJULIĆ & TORTIĆ (1960) comme venant du sud de la Dalmatie et seules trouvailles en Yougoslavie.

Récemment, M. Eric Burnier, de Genève, a fait une observation intéressante et inédite de molosses en Macédoine yougoslave. Dans le défilé de Demir-Kapija (55 km SE de Titov-Veles), sur la rive droite du Vardar, E. Burnier observe le 6 septembre 1963 huit *Tadarida* dans une faille verticale et inaccessible; le 3 octobre 1963, il y a encore cinq molosses dans la même faille.

Ces observations ont été confirmées par la capture d'un molosse, en octobre 1965, dans le défilé de Demir-Kapija, par M^{me} Beatrića Djulić, à qui j'avais communiqué les notes de M. Burnier.

Grèce et Crète

On ne connaît aucune localité précise du molosse en Grèce continentale, mais il y est cependant signalé quelques fois. KOLENATI (1860) l'indique dans l'île d'Eubée. DOBSON (1876a, 1878) et MILLER (1912) citent un spécimen ♀ (le même) de « Greece ».

L'indication de ONDRIAS (1965) « Ägäische Inseln: Sporaden (MILLER, 1912) » ne me semble pas correcte, car MILLER ne précise nulle part « Sporaden ». J'admets donc cette localité avec un point d'interrogation.

KAHMANN (1959) a récemment trouvé le molosse dans l'île de Crète: une capture, un ♂, le 22. III. 1958 à Sitia; deux observations dans les petites îles Dia et Dragonera sur la côte septentrionale. Cet auteur nous apprend, d'autre part, que selon les indications de M. Schelkopf, le molosse aurait été aussi vu dans les Sporades. C'est probablement cette dernière observation qu'ONDRIAS (1965) attribue, à tort, à MILLER (1912) en écrivant: « ... Ägäische Inseln: Sporaden (MILLER, 1912) ».

Bulgarie

KALČEV & BEŠKOV (1963) signalent la découverte d'un molosse ♂ ad., en phase de coloration grise, au pied des Monts Rhodope, au S de Plovdiv, le 23. V. 1961. On ne sait malheureusement rien des circonstances de la capture et du lieu précis.

Turquie

La première citation du molosse en Turquie semble être celle de FITZINGER (1870) qui indique dans la répartition: « die südliche Türkei ... ». ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1953) précisent qu'au British Museum il y a un spécimen d'Asie Mineure. Il s'agit certainement de celui d'Erzeroum, signalé par LEWIS & HARRISON (1962). C'est, en effet, le seul spécimen du British Museum en provenance de cette région; il porte le n° 7. 1. 1. 605, c'est un jeune à dents de lait dont l'étiquette porte « Erzeroum, Arménie — 4. 1855, Tomes coll. achat Verreaux Frères ».

D'après LEWIS & HARRISON, la sous-espèce de Turquie serait *Tadarida teniotis rueppelli*.

Russie d'Europe

Il est curieux que ni KUZJAKIN (1950), ni ABELJEHNTEV, PIDOPLIHCHKO & POPOV (1956) ne mentionnent le molosse en Russie d'Europe. Pourtant, JENTINK (1888) signale une ♀ semi-adulte, provenant de Crimée, dans les collections du musée d'histoire naturelle des Pays-Bas. OGNEV (1927), qui semble aussi ignorer le travail de JENTINK, dit que dans le « Conspectus Mammalium Imperii Rossici » de SATUNIN (1914, non vu), il y a une indication douteuse d'une chauve-souris du genre *Nyctinomus* qui habiterait la côte méridionale de la Crimée.

Il est probable que la forme de Crimée appartient à la sous-espèce typique, *Tadarida t. teniotis*.

VERESHCHAGIN (1959) indique deux localités dans le Caucase. D'après la carte de répartition (p. 653), l'une est située en Russie d'Europe, tout près de Kislovodsk, sur le versant septentrional de l'Elbrouz, 30 km au SW de Piatigorsk. L'autre localité est Choucha (voir ci-dessous à Azerbaïdjan).

Géorgie

Les auteurs russes ignorent tous l'indication de KOLENATI (1860), qui signale avoir observé le molosse les 31 août et 12 septembre 1843 à Kobi, dans le Caucase. Cette indication « Caucase » est pourtant reprise par d'autres auteurs, comme FITZINGER (1870) et CAMERANO (1905).

Kobi est situé dans la vallée du Térék, au pied du Kazbek, dans le défilé de Dariel à quelques km du col de la Croix qui relie l'Europe à l'Asie, à 54 km à l' WSW de Ordjonikidze (= Vladicaucase) et à 100 km à l' WNW de Tbilisi (= Tiflis).

Azerbaïdjan

KUZJAKIN (1944) est le premier, semble-t-il à avoir signalé le molosse en Transcaucasie, à Choucha. Cependant, c'est en 1950 qu'il donne tout le détail de la découverte. Quinze spécimens ont été obtenus en 1938 et 1939 dans les gorges de Choucha, qui sont situées dans le territoire autonome de Nagorny-Karabagh.

ALEKPEROV & EROFYEVA (1962) n'ajoutent rien de plus à ce que dit KUZJAKIN.

* * *

Les *Tadarida teniotis* du Caucase (et du Turkestan) ont été attribués à la sous-espèce typique par ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951), alors que les auteurs russes ne prennent pas position. Il est toutefois fort probable que ceux observés à Kislovodsk et à Kobi, soit sur le versant septentrional du Caucase, appartiennent à la forme typique. Par contre, ceux de Choucha, sur le versant méridional du Caucase, sont certainement des *T. t. rueppelli*, car le spécimen d'Erzeroum, au NE de la Turquie, et celui du pied de l'Elbourz, au N de la Perse (voir ci-dessous), sont attribués à cette sous-espèce par LEWIS & HARRISON. Cette affirmation est étayée par le fait que KUZJAKIN prend le soin de préciser que 16 individus venant de Transcaucasie et d'Asie centrale possèdent une fourrure à teinte dominante gris foncé, par opposition aux molosses d'Extrême-Orient et d'Europe occidentale qui sont brun-roux. Or, ces 16 spécimens sont précisément ceux de Choucha (15) et un seizième de Kara-Koul, dont il est question au paragraphe suivant.

Uzbékistan

KUZJAKIN (1944) signale le molosse aux environs de Kara-Koul, à 50 km au SW de Boukhara. Le même auteur (1950) ajoute qu'au milieu de l'été 1936, un molosse pénétra de jour dans une maison où il fut capturé.

Quatre autres colonies de molosses, proches les unes des autres (toutes comprises dans une longueur de 10 à 12 km) ont été trouvées en 1949 par O. P. Bogdanov dans les monts Baba Tag, entre les sources Kachka-boulac et Goulbaj, à la frontière orientale de l'Uzbékistan. Vingt-huit ♀♀ et un ♂ ont été capturés dans des fissures de rocher (BOGDANOV, 1953).

Nous avons vu ci-dessus que l'on peut rattacher sans doute ces spécimens d'Uzbékistan à la sous-espèce *rueppelli*.

Kazakstan

SOKOLOV (1963) indique dans la répartition de *T. teniotis* (p. 218): « ... dans le S du Kazakstan (pays de Pskem) ... ». Je ne connais pas la référence originale de cette trouvaille. Pskem est situé à environ 120 km au NE de Tachkent.

La sous-espèce n'est pas précisée. Je la considère ici comme étant *rueppelli*.

Kirghizistan

C'est en 1960 que, dans un travail de parasitologie, est signalée la découverte du molosse dans cette république d'Asie centrale. TASKAEVA (1960) indique que 33 spécimens ont été observés dans des fissures de rocher à 20 km au NW d'Och. Cette ville est située près de la frontière de l'Uzbékistan, à environ 260 km au SW de Frounze. Cinq spécimens (2 ♂ et 3 ♀) ont été tués pour être mis en collection.

Comme pour les autres spécimens du Turkestan russe, il est fort probable que ces molosses appartiennent à la sous-espèce *rueppelli*.

Tadjikistan

Le molosse est signalé dans ce pays par BOGDANOV (1952 et 1956). Un ♂ a été trouvé en octobre 1950 près de Duchambe (= ex Stalinabad).

Perse

La première citation pour ce pays est de DE WINTON (1901), qui ne précise pas de localité, mais qui indique seulement « Persia » dans la répartition de *Nyctinomus taeniotis*.

Dans les collections du British Museum, il y a deux spécimens originaires de ce pays: n° 10.8.12.5, un adulte en alcool de « Foot of Elburz, SE Caspian, G. E. Mason (Barrett-Hamilton) »; n° 97.11.10.2, adulte en alcool de « Bushire, Persia, Miss Wilson ». La première de ces localités est située au N du pays, la seconde au SW, sur le golfe persique.

Ces deux molosses sont cités par LEWIS & HARRISON (1962) qui les rapportent à la sous-espèce *rueppelli*.

Irak

Tadarida teniotis n'a été trouvé qu'une seule fois en Irak. HARRISON (1956 et 1959) en a trouvé un spécimen dans une fissure de rocher entre Ramadi et Habbaniya, à 80 km environ à l'W de Bagdad. Cet auteur considère le molosse d'Irak comme appartenant à la sous-espèce *rueppelli*.

Liban

Très récemment, LEWIS & HARRISON (1962) ont signalé le molosse au Liban, à « Natural Bridge », c'est-à-dire au pont naturel du Nahr el Leben (Djisir el Hadjar), situé à 7 km au SE de Faraya (environ 40 km ENE de Beyrouth), à l'altitude de 1580 m.

Les mêmes auteurs disent que le molosse aurait aussi été trouvé dans les ruines de Balbek, mais que les données sur cette découverte ne sont pas disponibles pour le moment. Balbek (ex Heliopolis) est situé à 65 km à l'ENE de Beyrouth.

Le molosse du Liban appartient à la sous-espèce *rueppelli* d'après les auteurs cités ci-dessus.

Israël

THEODOR & MOSCONA (1954) ont examiné un molosse qu'ils disent venir de « Palestine ». BODENHEIMER (1958) écrit que

S. Merrill, qui était consul des Etats-Unis à Jérusalem, a envoyé un spécimen à O. Thomas; venait-il de cette ville? Des trouvailles plus récentes ont été faites à Yagur (\cong Yadjour, 12 km SE Haifa) et à Herzliya (11 km NE de Tel-Aviv), selon BODENHEIMER.

D'après HARRISON (1964), le molosse aurait encore été trouvé au mont Scopus (Jérusalem), à Jérusalem et aux environs, à Jaffa et dans une grotte près de Beyt Guvrin (50 km SSE de Tel-Aviv). Cet auteur nomme *rueppelli* la sous-espèce de molosse du Proche-Orient.



FIG. 5.

Répartition géographique de *Tadarida teniotis* dans le Proche-Orient et en Egypte.

Jordanie

TRISTRAM (1884, non vu; in BODENHEIMER, 1958) cite le molosse dans des grottes de la vallée du Jourdain. SCHMIEDEKNECHT (1906) l'a trouvé près de Jéricho.

Plus récemment, ANCIAUX (1953) en a reçu quelques spécimens provenant d'une caverne dans le Wadi in Nahr, au NW de la Mer Morte, à 20 km au S de Jéricho; l'altitude est —25 à —50 m.

Egypte

C'est de ce pays que proviennent les molosses que TEMMINCK (1826) a décrits comme espèce nouvelle sous le nom de *Dysopes rupelii*. Aucun lieu précis n'est cité, pas plus que dans la liste des types de TEMMINCK déposés au musée d'histoire naturelle des Pays-Bas (JENTINK, 1888).

En 1909, BONHOTE indique la première et seule localité égyptienne: Aburoash (= Abu Rawash, Abu Roash), province de Giza, à 15 km à l'W du Caire.

Ce nom d'Aburoash revient plusieurs fois dans la littérature scientifique. De nombreux exemplaires de molosses proviennent de ce lieu. FLOWER (1932) en a obtenu en 1903 et 1922; TRAUB (1954) encore en 1952. Il est probable que les spécimens du British Museum, dont l'origine est « Giza » ou « near Giza », proviennent aussi d'Aburoash. Il y a, en effet, une série de *Tadarida teniotis* ainsi étiquetés au British Museum, dont LEWIS & HARRISON donnent des mensurations; je les ai aussi examinés rapidement. C'est ainsi que le spécimen cité par BONHOTE figure sous le n° 9.7.1.12 avec l'indication « Near Giza »; il a été capturé en novembre 1908. Un autre molosse, n° 15.10.2.1, a été pris en mars 1914. Il semble donc que depuis le début de ce siècle, l'espèce se trouve régulièrement à Aburoash: 1903, 1908, 1914, 1922, 1952.

HOOGSTRAAL (1962) précise que *Tadarida teniotis rueppelli* est moins commun en Egypte que l'espèce voisine *Tadarida ae. aegyptiaca*; il s'abrite dans de petites grottes dans la zone désertique près des cultures.

Les molosses signalés au Sennaar sous les noms de *Nyctinomus cestonii* et *rueppelli* doivent très probablement être rapportés à l'espèce *Tadarida midas*. C'est le cas pour les citations de DOBSON (1876a, 1878), qui confond les deux espèces. Cependant, HEUGLIN & FITZINGER (1866) signalent d'une part *Nyctinomus Midas* (espèce n° 5) au Sennaar et d'autre part *Nyctinomus Rüppellii* (espèce n° 4) en Egypte (passablement rare) et au Sennaar (plus fréquent). Comme, à cette époque, les deux espèces n'étaient pas bien distinguées et que les confusions étaient nombreuses, aussi avec l'espèce *Tadarida aegyptiaca*, je crois plus sage de ne pas retenir le Sennaar dans la répartition de *Tadarida teniotis*. Le Sennaar était un

royaume de la Nubie, région correspondant aujourd'hui à la partie septentrionale du Soudan (ex Soudan anglo-égyptien).

Algérie

Le molosse de Cestoni a été signalé quelques fois dans le Maghreb (Tunisie-Algérie-Maroc), mais sans précision de localité. Alors que GERVAIS (1854) cite l'Algérie et KOBELT (1866) et HEIM DE BALSAC (1936) la Barbarie, LATASTE (1887), TROUSSERT (1905) et ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) ne comprennent pas l'Afrique Mineure dans l'habitat de *Tadarida teniotis*.

Récemment, DORST & PETTER (1959) ont signalé la trouvaille d'un spécimen mort près de Marhouma, à 30 km au S de Béné-Abbès (180 km au S de Colomb-Béchar), dans le sud-Oranais, en novembre 1950. Ces auteurs disent qu'il s'agit peut-être de *T. t. rueppelli*.

Maroc

THEODOR & MOSCONA (1954) indiquent le Maroc dans la répartition géographique de *T. teniotis*; ils ne précisent pas leur source. PANOUSE (1951), dans sa monographie, tient sa présence pour probable ou possible au Maroc, alors que BROSSET (1960) la dit hautement probable au Maroc oriental, où les conditions écologiques sont très favorables aux Molossidés.

Ce n'est que tout récemment que la présence du molosse a été établie avec certitude, justement au Maroc oriental, à Figuig. HILL (1964b) cite trois ♂♂ et une ♀ trouvés en avril 1963 et remis au British Museum. Cet auteur les rapporte à la sous-espèce *rueppelli* en se basant uniquement sur la coloration.

Russie, territoire de l'Extrême-Orient

Selon SATUNIN (1914), le molosse a été trouvé à Vladivostok. Je n'ai pas vu le travail original, mais je me fie aux dires d'OGNEV (1927, 1928) qui admet cette localité sans hésitation et rapporte cette forme à *Nyctinomus insignis*. Par un curieux oubli (?), ni KUZJAKIN (1944, 1950), ni SOKOLOV (1963) ne font mention de cette indication.

Corée

SATUNIN (1914) indique aussi le molosse dans ce pays, sans préciser de localité, selon OGNEV (1927, 1928).

OGNEV (1928) a examiné deux spécimens ♂♂ provenant de Corée et présentés au musée zoologique de l'université de Moscou par le Dr Isaev. Il les rapporte avec une forte probabilité à *Nyctinomus insignis*.

La Corée septentrionale est la localité typique de *Tadarida septentrionalis* Kishida, qu'ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) considèrent comme un nomen nudum et un synonyme de *T. teniotis insignis*.

Japon

ABE (1944) narre la capture d'un molosse sur un bateau près de l'île d'Okinoshima, préfecture de Fukuoka, NE de l'île de Kyu-Shu, en mai 1944. ABE le rapporte à la sous-espèce *insignis*.

Plus récemment, ABE (1961) signale une seconde capture japonaise dans la petite île de Yagishiri, au large de Haboro, sur la côte occidentale de Hokkaido (province de Rumoi). Ce molosse est aussi désigné *Tadarida teniotis insignis*.

Chine

BLYTH (1861) a décrit son *Nyctinomus insignis* d'après un spécimen d'Amoy, dans le Fou-kien.

THOMAS (1920) donne comme localité typique à sa nouvelle espèce, *Tadarida latouchei*, Chin-wang-tao (= Tsin-houang-tao), dans la province de Ho-pé (ex Chihli), à l'extrême NE de la Chine; THOMAS indique encore la capture d'un autre exemplaire, en mer, dans le détroit de Formose. Enfin, en 1922, THOMAS décrit la sous-espèce *Tadarida teniotis caecata* provenant de la vallée du Mékong, dans le Yunnan, à environ 28° 20' Lat. N et à 7000' (= 2128 m) d'altitude. Nous avons vu plus haut que l'on peut rapporter ces formes *latouchei* et *caecata* à la sous-espèce *insignis*.

Il y a au British Museum deux peaux de molosse, étiquetées *teniotis* et provenant de Tsi-nan, province du Chan-toung n° 26.11.15.56 et 57); ce sont deux ♂♂ qui ont été capturés le 6. VII. 1926 et procurés par E. Hindle. Cette trouvaille de Tsi-nan

est incidemment signalée par SCOTT (1936: 493), dans un travail de parasitologie.

Plus récemment, VON LEHMANN (1955) indique *Tadarida teniotis insignis* à Wuping (= Ouping), dans le Fou-kien. Deux ♀♀ ont été trouvées le 8. VII. 1937 par J. Klapperich et sont conservées au musée A. Koenig à Bonn. Wuping est situé à environ 200 km à l'WNW d'Amoy, et les chauves-souris ont été prises à une altitude de 800 m.

Inde

HILL (1964a) vient de signaler la capture d'un molosse à Kurseong, district de Darjeeling (NW de l'Inde), à 1600 m d'altitude. L'auteur ne l'attribue pas à une sous-espèce particulière, parce que sa coloration n'est pas typique de l'une ou l'autre des sous-espèces: le dessus est brunâtre comme chez *teniotis* et *insignis*, mais le dessous est plus grisâtre, comme chez *rueppelli*, quoique légèrement plus foncé.

Provisoirement, je suis d'avis de considérer ce spécimen comme un *insignis*, en tenant plus compte de sa grande taille (avant-bras 64 mm) que de sa coloration.

* * *

On constate que la répartition altitudinaire s'étage sur plus de 2000 m. Le point le plus bas est la grotte dans le Wadi in Nahr (Jordanie) à —25 m. Dans les Alpes et le Caucase, le molosse a été rencontré à environ 2000 m, et dans le Yunnan à plus de 2100 m.

Tadarida teniotis semble aimer beaucoup les îles. En effet, on peut le citer à Madère, Jersey, Majorque, Corse, Giglio, Giannutri, Sardaigne, Sicile, Lipari, Solta, Eubée, Crète, Dia, Dragonera, Sporades (?), Okinoshima, Yagishiri. A plusieurs reprises, il a été trouvé en mer et capturé sur un bateau; nous examinerons ces derniers cas au chapitre de la biologie.

RÉSUMÉ

Ces notes sont la première partie d'une monographie sur la chauve-souris *Tadarida teniotis*. Les diverses formes décrites

pouvant se rattacher à cette espèce sont analysées. L'auteur donne les noms vulgaires dans les principales langues, avec leur étymologie.

Après un court chapitre sur la paléontologie et le peuplement, la répartition géographique est indiquée en détail pour chaque pays, par le texte et des cartes. Cette répartition comprend tout le bassin méditerranéen et s'étend vers l'est jusqu'en Chine et au Japon.

SUMMARY

These notes are the first part of a monography on the bat *Tadarida teniotis*. The various forms described as belonging at this species are analysed. The author gives the vernacular names in the principal languages, with their etymology.

After a short chapter on the paleontology and populating, the geographical distribution is given in detail for each country, in the text and with maps. This distribution includes the whole mediterranean basin and extends eastward as far as China and Japan.

ZUSAMMENFASSUNG

Diese Arbeit stellt den ersten Teil einer Monographie über die Fledermaus *Tadarida teniotis* dar. Die beschriebenen Formen die mit dieser Art zusammenhängen werden erörtert. Der Verfasser gibt die Volksnamen mit ihrer Etymologie in den wichtigsten Sprachen.

Nach einem kurzen Kapitel über Paläontologie und Besiedlungsgeschichte wird die geographische Verbreitung für jedes Land einzeln im Text und auf Karten widergegeben. Diese Verbreitung umfasst das ganz Mittelmeer-Becken und zieht sich ostwärts bis nach China und Japan hin.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABE, H. 1961. (*Two rare mammals obtained in Hokkaido*). J. mammal. Soc. Japan 2 (1): 3-7. (En japonais avec résumé en anglais).
ABE, Y. 1944. (*On Tadarida captured near Okinoshima*). Zool. Mag. Tokio 56 (3): 59. (En japonais).

- ABELJEHNTEV, V.I., I. G. PIDOPLIHCHKO et V. M. POPOV. 1956. (*Mammifères 1*). (*Faune de l'Ukraine 1*). Kiev: 448 pp. (En ukrainien).
- AELLEN, V. 1950. *Les Chauves-souris du Musée d'Histoire naturelle de Neuchâtel*. Biblioth. Mus. Neuchâtel rapp. 1949: 46-53.
- 1962. *Le baguement des chauves-souris au col de Bretolet (Valais)*. Arch. Sci. Genève 14 (3): 365-392.
- AGUILAR-AMAT, J. B. DE. 1924. *Dades per un catalec dels mamífers de Catalunya*. Trab. Mus. Cienc. nat. Barceloná 1924: 1-52.
- ALEKPEROV, K. M. et S. N. EROFEYEVA. 1962. (*On Chiroptera in Nagorno-Karabakh autonomus Region of the Azerbaijan SSR*). Zool. Zhurn. 41 (5): 744-749. (En russe avec résumé en anglais).
- ALLEN, G. M. 1938. *The Mammals of China and Mongolia, part I*. Natural History of Central Asia 11 (1): XXVI + 620 pp.
- 1939. *A checklist of African Mammals*. Bull. Mus. comp. Zool. 83: 763 pp.
- ANCIAUX DE FAVEAUX, F. 1953. *Chiroptères de Palestine*. Bull. Inform. Fédér. spéléol. Belg. 4: 32-33.
- BATE, D. M. A. 1928. *Excavation of a mousterian rock-shelter at Devil's Tower, Gibraltar. IV. The Animal Remains*. J. roy. Anthropol. Inst. 58: 92-113.
- BETTONI, E. 1880. *Sull'attuale distribuzione geografica del Molosso del Cestoni (Nyctinomus Cestonii. Savi)*. Rend. Ist. lombardo (2) 13: 436-441.
- 1884. *Prodromi della Faunistica Bresciana*. Brescia: 316 pp.
- BLYTH, E. 1861. *Report of Curator, Zoological Department, May and June*. J. Asiat. Soc. Beng. 30: 90-98.
- BODENHEIMER, F. S. 1958. *The present taxonomic status of the terrestrial mammals of Palestine*. Bull. Res. Council. Israel: 7 B: 165-190.
- BOGDANOV, O. P. 1952. (*Supplément à la faune entomologique et chirop-térologique du Tadjikistan*). Izv. AN Uzbek. SSR 2. (En russe).
- 1953 (*Faune de la républ. S. S. d'Uzbékistan. 3: Mammifères, fasc. 2: Chiroptères*). Tachkent: 158 pp. (En russe).
- 1956. (*Chauves-souris du Tadjikistan*). Rapp. Acad. Sci. RSS Tadjik. 15: 69-75.
- BONAPARTE, Prince C. L. 1837. *Iconografia della Fauna Italica. I. Mam-miferi e Ucelli*. Roma: fasc. XXI.
- BONHOTE, J. L. 1909. *On a small collection of Mammals from Egypt*. Proc. zool. Soc. London: 788-798.
- BRINK, F. H. VAN DEN. 1955. *Zoogdierengids van Europa ten westen van 30° oosterlengte*. Amsterdam et Bruxelles: 231 pp.

- BROSSET, A. 1960. *Les mammifères du Maroc oriental, leur répartition, leur statut actuel*. Bull. Soc. Sci. nat. phys. Maroc 40 (3): 243-263.
- CABRERA, A. 1914. *Mamíferos*. Fauna Iberica 1: XVIII + 441 pp.
- CAMERANO, L. 1905. *Contributo alla conoscenza del Nyctinomus taeniotis (Raf.) in Italia*. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino 20, n° 515: 1-7.
- COMPTE SART, A. 1958. *Una captura de Nyctinomus taeniotis (Raf.) en Mallorca*. Bol. Soc. Hist. nat. Baleares 4: 7-8.
- CORNALIA, E. 1874. *Fauna d'Italia. Parte prima. Catalogo descrittivo dei Mammiferi osservati fino ad ora in Italia*. Milano: 98 pp.
- COSTA, A. 1843. *Comunicazione all' Accad. Asp. Nat. sul «Dysopes Cestonii» trovato in Napoli*. Boll. Acc. Asp. Nat. 14, marzo 1843.
- DJULIĆ, B. 1959. *Beitrag zur Kenntnis der geographischen Verbreitung der Chiropteren Kroatiens*. Bull. Mus. Hist. nat. Belgrade 14 B: 67-112.
- et M. TORTIĆ. 1960. *Verzeichnis der Säugetiere Jugoslawiens*. Säugetierk. Mitt. 8: 1-12.
- DOBSON, G. E. 1876a. *A Monograph of the Group Molossi*. Proc. zool. Soc. London: 701-735.
- 1876b. *Monograph of the Asiatic Chiroptera, and Catalogue of the species of bats in the collection of the Indian Museum, Calcutta*. London: VIII + 228 pp.
- 1878. *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum*. London: XLII + 567 pp.
- DORIA, G. 1887. *I chiropteri trovati finora in Liguria*. Ann. Mus. Stor. nat. Genova (2) 4: 385-474.
- DORST, J. et F. PETTER. 1959. *Présence en Afrique du Nord d'une Chauve-souris du genre Tadarida*. Mammalia 23: 560-561.
- ELLERMAN, J. R. et T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946*. London: 810 pp.
- et T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1953. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals — Amendments*. J. Mammal. 34: 516-518.
- FATIO, V. 1872. *Appendice au volume I de la Faune des Vertébrés de la Suisse*. Faune des Vertébrés de la Suisse, annexe au vol. 3, Genève: XII pp.
- 1873. *Sur la présence en Suisse du Dysopes Cestonii (Savi)*. Act. Soc. helv. Sci. nat. 1872, Fribourg: 38-41.
- 1882. *Faune suisse. Additions aux Mammifères*. Faune des Vertébrés de la Suisse, annexe au vol. 4, Genève: 1 p.
- FESTA, E. 1920. *Il Nyctinomus taeniotis (Raf.) in Piemonte*. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino 35, n° 735: 1-3.

- FITZINGER, L. J. 1870. *Kritische Durchsicht der Ordnung der Flatterthiere oder Handflügler (Chiroptera)*. SitzBer. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. Abt. I, 62: 13-144.
- FLOWER, S. S. 1932. *Notes on the recent Mammals of Egypt, with a list of the species recorded from that Kingdom*. Proc. zool. Soc. London: 369-450.
- GERVAIS, P. 1854. *Histoire naturelle des Mammifères. I*. Paris: XXIV + 420 pp.
- GIACOMELLI, P. 1900. *Mammalo fauna tridentina. Prospetto sistematico dei mammiferi sino ad ora conosciuti e viventi nel Trentino*. Tridentum, Trento 3 (9): 369-382; (10): 455-466.
- GIGLIOLI, H. 1864. *On some parasitical insects from China*. Quart. J. micr. Sci. London 4 (N.S.): 18-26.
- GULINO, G. 1938. *I Chiroteri del Piemonte*. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino 46, n° 83 (3^e sér.): 223-278.
- et G. DAL PIAZ. 1939. *I Chiroteri italiani*. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino 47, n° 91 (3^e sér.): 61-103.
- HARRISON, D. L. 1956. *Notes on some Bats (Microchiroptera) from Iraq*. Bonn. zool. Beitr. 7: 1-7.
- 1959. *Footstep in the sand*. London: 254 pp.
- 1964. *The Mammals of Arabia. I*. London: XX + 192 pp.
- HEIM DE BALSAC, H. 1936. *Biogéographie des Mammifères et des Oiseaux de l'Afrique du Nord*. Bull. biol. France-Belg. 21: 1-446.
- HEUGLIN, T. VON ET L. J. FITZINGER. 1866. *Systematische Übersicht der Säugethiere Nordost-Afrikas ...* SitzBer. Akad. Wiss. Wien 54: 537-611.
- HILL, J. E. 1964a. *Occurence of the European Freetailed Bat [Tadarida teniotis (Rafinesque)] (Chiroptera: Molossidae) in India*. J. Bombay nat. Hist. Soc. 60: 723-725.
- 1964b. *Notes on a collection of bats from Figuig, Morocco*. Mammalia 28: 83-87.
- HOOGSTRAAL, H. 1962. *A brief review of the contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). 1. Insectivora and Chiroptera*. J. egypt. publ. Health Assoc. 37 (4): 143-162.
- IMAIZUMI, Y. 1960. *(Coloured illustrations of the Mammals of Japan)*. Osaka: 197 pp. (En japonais).
- JENTINK, F. A. 1888. *Catalogue systématique des Mammifères (Rongeurs, Insectivores, Cheiroptères, Edentés et Marsupiaux)*. Mus. Hist. nat. Pays-Bas, Leide 12: 280 pp.
- KAHMANN, H. 1959. *Beitrag zur Kenntnis der Fledermausfauna auf der Insel Kreta*. Säugetierk. Mitt. 7: 153-157.
- et P. GÖRNER. 1956. *Les Chiroptères de Corse*. Mammalia 20: 333-389.

- KALČEV, B. et V. BEŠKOV. 1963. (*Die Bulldogfledermaus — Vertreter einer neuen Fledermaus-Familie in Bulgarien*). Bull. Inst. Zool. Mus., Sofia 14: 251-253. (En bulgare avec résumés en russe et en allemand).
- KISHIDA, K. et T. MORI. 1931. (*On the distribution of terrestrial Mammals in Korea*). Zool. Mag. Tokyo 43: 372-391. (En japonais).
- KOBELT, W. 1886. *Die Säugetiere Nordafrikas*. Zool. Garten, Frankfurt a. M. 27: 169-177, 205-212, 237-243, 312-316.
- KÖNIG, C. et I. KÖNIG. 1962. *Zur Ökologie und Systematik südfranzösischer Fledermäuse*. Bonn. zool. Beitr. 12: 189-228.
- KOLENATI, F. A. 1860. *Monographie der europäischen Chiroptern*. Brunn: 156 pp.
- KOLOMBATOVIĆ, G. 1887. *Aggiunta ai Chiroterri della Dalmazia*. Glasnik hrv. naravoslov. Dr. Zagreb 2: 307-309.
- KUZJAKIN, A. P. 1944. (*Chiroptera*. In N. A. BOBRINSKIJ, B. A. KUZNETHOV et A. P. KUZJAKIN: *Mammals of USSR*). Moscou: 59-108. (En russe).
- 1950. (*Chauves-souris*). Moscou: 444 pp. (En russe).
- LANZA, B. 1959. *Chiroptera*. In A. TOSCHI et B. LANZA: *Mammalia. Fauna d'Italia* 4, Bologna: 187-485.
- LATASTE, F. 1887. *Exploration scientifique de la Tunisie. Catalogue critique des Mammifères apélagiques sauvages de la Tunisie*. Paris: 42 pp.
- LEHMANN, E. VON. 1955. *Die Säugetiere aus Fukien (SO-China) im Museum A. Koenig, Bonn*. Bonn. zool. Beitr. 6: 147-170.
- LEWIS, R. E. et D. L. HARRISON. 1962. *Notes on Bats from the Republic of Lebanon*. Proc. zool. Soc. London 138: 473-486.
- LUCIFERO, A. 1905. *Mammalia Calabria. Elenco dei Mammiferi Calabresi*. Riv. ital. Sci. nat., Siena 25: 123-129.
- LYON, M. 1914. *Tadarida Rafinesque versus Nyctinomus Geoffroy*. Proc. biol. Soc. Washington 27: 217-218.
- MALHERBE, A. 1843. *Faune ornithologique de la Sicile*. Mém. Acad. Metz: 242 pp.
- MILLER, G. S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum*. London: XVI + 1019 pp.
- MOHR, E. 1961. *Glossarium Europae mammalium terrestrium*. Wittenberg Lutherstadt: 72 pp.
- MONTICELLI, F. S. 1886. *I. Chiroterri del Mezzogiorno d'Italia*. Atti Soc. ital. Milano 28: 169-213.
- NÁJERA ANGULO, L. 1946. *Observaciones ecologicas algunos Quiropteros españoles*. Bol. Soc. esp. Hist. nat. 44: 321-333.

- OGNEV, S. I. 1927. *A synopsis of the Russian bats*. J. Mammal. 8: 140-157.
- 1928. (*Mammals of eastern Europe and northern Asia. I. Insectivora and Chiroptera*). Moscou et Leningrad: 631 pp. (En russe). (Traduction en anglais parue à Jérusalem en 1962).
- ONDRIAS, J. C. 1965. *Die Säugetiere Griechenlands*. Säugetierk. Mitt. 13: 109-127.
- PANOUSE, J. B. 1951. *Les chauves-souris du Maroc*. Trav. Inst. sci. chérif. 1: 1-120.
- PASA, A. 1951. *Alcuni caratteri della mammalofauna pugliese*. Mem. Biogeogr. adriatic. 2: 1-24.
- POZO LORA, R. 1960. *Trematodos de quiropteros de Cordoba*. An. Univ. hispal., Sevilla 20: 19-22.
- RAFINESQUE, C. S. 1814. *Précis des Découvertes somiologiques ou zoolologiques et botaniques*. Palermo.
- REVILLIOD, P. 1920. *Contribution à l'étude des Chiroptères des Terrains Tertiaires. 2^e partie*. Mém. Soc. paléont. suisse 44: 63-129.
- ROSEVEAR, D. R. 1953. *Checklist and atlas of Nigerian mammals*. Lagos: 131 pp.
- RYBERG, O. 1947. *Studies on Bats and Bat Parasites*. Stockholm: XVI + 330 pp.
- SANBORN, C. C. et H. HOOGSTRAAL. 1955. *The identification of Egyptian Bats*. J. egypt. publ. Health Assoc. 30 (4): 103-121.
- SATUNIN, K. A. 1914. *Conspectus Mammalium Imperii Rossici. I*. Tiflis. (En russe).
- SAVI, P. 1825. *Descrizione del Dinops Cestoni nuovo animale della famiglia dei Pipistrelli*. Nuovo Giorn. Letter., Pisa: 10 (Sci.): 229-236.
- 1828. *Osservazioni sulla sesta Monografia della Mammalogia di C. T. Temminck; ed aggiunte alla descrizione del Dinops Cestoni*. Nuovo Giorn. Letter., Pisa: 16 (Sci.): 46-58.
- SCHINZ, H. 1840. *Europäische Fauna oder Verzeichniss der Wirbelthiere Europa's. I. Band. Säugethiere und Vögel*. Stuttgart: XXIV + 448 pp.
- SCHMIEDEKNECHT, O. 1906. *Die Wirbeltiere Europa's mit Berücksichtigung der Faunen von Vorderasien und Nordafrika*. Jena: VIII + 472 pp.
- SCHNEIDER, G. 1871. *Dysopes Cestonii in Basel, eine für die Schweiz neue Fledermaus. Beitrag zur Kenntniss dieser Art*. N. Denkschr. schweiz. naturf. Ges., Zürich 24: 1-9.
- SCHULZE, E. 1897. *Mammalia Europaea*. Abh. Votr. Naturw., Berlin 4: 28 pp.
- SCOTT, H. 1936. *Descriptions and records of Nycteribiidae (Diptera Pupipara), with a discussion of the genus Basilia*. J. linn. Soc. London 39: 479-505.

- SEABRA, A. F. DE. 1900. *Sobre un caracter importante para a determinação dos generos e especies dos « Microchiropteros » e lista das especies d'este grupo existentes nas colleções do Museu Nacional*. J. Sci. math. phys. nat. Lisboa (2) 6: 76-89.
- 1910. *Catalogue Systématique des Vertébrés du Portugal. I. Mammifères*. Bull. Soc. Sci. nat. Portug. 4: 91-114.
- SENNA, A. 1905. *Contributo alla conoscenza dei Chiroteri Eritrei*. Arch. zool., Napoli 2: 249-308.
- SIÉPI, P. 1889 a. *Liste des Chiroptères observés dans les départements des Bouches-du-Rhône et du Var*. C. R. Séan. Congr. intern. Zool. Paris 1889: 52-58.
- 1889 b. *Le Molosse de Cestoni en Provence*. Feuille Jeun. Natur. 20 (n° 229): 20.
- 1890. *Notes sur les vertébrés de Provence (suite)*. Feuille Jeun. Natur. 20 (n° 231): 37.
- SOKOLOV, I. I. (sous la direction de) 1963. (*Mammifères de la faune de l'URSS. Partie I*). Moscou et Leningrad: 640 pp. (En russe).
- SUNDEVALL, C. J. 1843. *Om Professor J. Hedenborgs insamlingar af Däggdjur i Nordöstra Africa och Arabien*. K. svenska VetenskAkad. Handl. 1842: 189-282.
- SWINHOE, R. 1870. *Catalogue of the Mammals of China (south of the River Yangtze) and of the Island of Formosa*. Proc. zool. Soc. London: 615-653.
- TASKAEVA, E. Z. 1960. (*A remotely known flea species Araeopsylla gestroi Roths. discovered in a bulldog shaped bat in Kirgizia*). Bull. Soc. Natur. Moscou Sect. biol. 65: 108-110. (En russe).
- TEMMINCK, C. J. 1826. *Monographies de Mammalogie. Vol. I*. Leiden: XXXII + 268 pp.
- THEMIDO, A. A. 1928. *Catalogue des Chiroptères existants dans les collections du Muséum Zoologique de Coimbra*. Mem. Mus. zool. Univ. Coimbra Ser. I, n° 16: 5-14.
- THEODOR, O. et A. MOSCONA. 1954. *On bat parasites in Palestine. I. Nycteribiidae, Streblidae, Hemiptera, Siphonaptera*. Parasitology 44: 157-245.
- THOMAS, O. 1891. *On a Collection of small Mammals made by Mr. F. J. Jackson in Eastern Africa*. Proc. zool. Soc. London: 181-187.
- 1913. *On a remarkable new free-tailed Bat from southern Bombay*. J. Bombay nat. Hist. Soc. 22: 87-91.
- 1920. *Two new Asiatic Bats of the Genera Tadarida and Dyacopterus*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 5: 283-285.

- THOMAS, O. 1922. *On Mammals from the Yunnan Highlands collected by Mr. George Forrest and presented to the British Museum by Col. Stephenson R. Clarke, D.S.O.* Ann. Mag. nat. Hist. (9) 10: 391-406.
- TRAUB, R. 1954. *Two new Fleas of the genus Araeopsylla Jordan and Rothschild, 1921 (Siphonaptera).* Proc. entom. Soc. Washington 56: 161-172.
- TRISTRAM, H. B. 1884. *The Survey of Western Palestine. In: The Fauna and Flora of Palestine.* London: 1-30 (mammifères).
- TROUESSART, E. L. 1905. *La Faune des Mammifères de l'Algérie, du Maroc et de la Tunisie.* Caus. sci. Soc. zool. France 1: 352-440.
- VERESHCHAGIN, N. K. 1959. (*Mammifères du Caucase. Histoire, Organisation, Faune*). Moscou et Leningrad: 704 pp. (En russe).
- WEBER, M. 1928. *Die Säugetiere. Band II Systematischer Teil.* 2. Aufl., Jena: XXIV + 898 pp.
- WINTON, W. E. DE. 1901. *Notes on Bats of the Genus Nyctinomus found in Africa.* &c. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 7: 36-42.
-



PLANCHE 1.

Tadarida teniotis (Raf.). Col de Bretolet, Valais, Suisse, août 1958.

Phot. V. Aellen.

Note on the brain anatomy
of the humpback whale,
Megaptera novaengliae *

By

G. PILLERI

Brain anatomy Institute, Waldau/Berne (Switzerland)

With 2 figures in the text and 3 plates

Eight brains were taken from humpback whales (Table I, Fig. 1) caught in the Indian ocean (Durban Waters) and the Antarctic sea and anatomically examined. The weight of the brain (without the dura mater) is between 4320 grams and 5200 grams. The average weight is 4675 grams. The telencephalon (Table I, Fig. 2) is deeply and richly furrowed. The bulbus and tractus olfactorius are narrow. The tuberculum olfactorium is well developed. The amygdala and the cornu ammonis are relatively small. The fornix (Table II, Fig. 3) is well developed and is, as in sei whale (*Balaenoptera borealis* LESSON; PILLERI 1965) not correlated in any way with the development of the corpus mamillare and the hippocampus. The commissura anterior is narrow and somewhat more developed than that of the sei whale. The basal ganglia (Nucleus caudatus, Putamen, Globus pallidus and Claustrum) are similar anatomically to those of the sei whale, but are more extensive (Table II, Fig. 4). The Neostriatum (Nucleus caudatus and Putamen) is well marked but the palaeostriatum (Globus pallidus) is not easily seen. The capsula externa and interna are very noticeable. The thalamus is very large, its weight is 2,95% of the total brain weight, three

* Beiträge zur Morphologie der Cetacea: XV. Beitrag.

times more than in the human brain. It is more developed than that of the sei whale, but has, in comparison, a massa intermedia

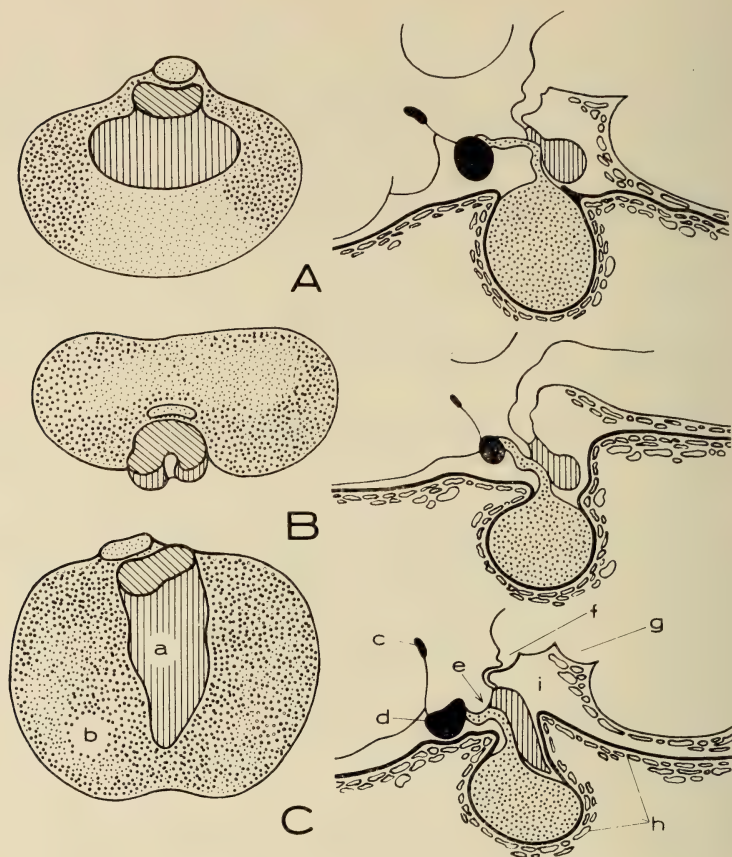


FIG. 1

Dorsal view and medial sections of the hypophysis cerebri of: A = *Megaptera novaeangliae*, B = *Eubalaena australis*, C = *Balaenoptera borealis*; a = neurohypophysis, b = adenohypophysis, c = commissura anterior, d = chiasma opticum, e = recessus infundibuli, f = corpus mamillare, g = mesencephalon, i = fossa interpeduncularis, h = rete mirabile of the dura mater (schematically).

(Table II, Fig. 3). The corpus mamillare is very small and is, macroscopically, undivided. The adeno- and neurohypophysis (Fig. 1) are separate from each another as in other investigated *Mysticeti*. The adenohypophysis is intradural and the neuro-

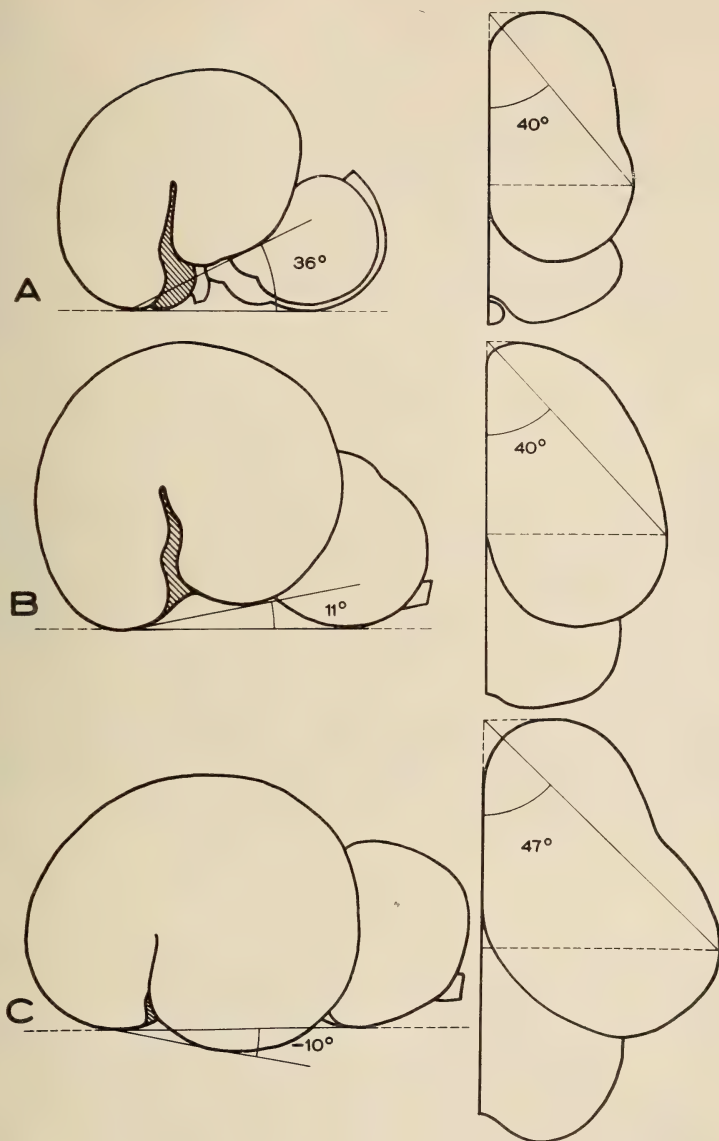


FIG. 2

Progressive cerebralisation and develop of the temporal lobe of A = *Eubalaena australis*, B = *Megaptera novaeangliae* and C = *Balaenoptera borealis*.

hypophysis is subdural (Fig. 1). The corpus geniculatum mediale is well prominent and large. Frontal sections (Figs. 4-5, Tables II, III) show that the ventricular system is similar to that of the sei whale. A cornu occipitale is well developed. The mesencephalon is relatively large, 1,36% of the total brain weight (sei whale: 0,93 %). Both the anterior and posterior colliculi are well developed. The lemniscus lateralis is wide. The considerable development of the whole brainstem (basal ganglia, thalamus and Mesencephalon) is probably connected with the specialised motoric and the leaping ability (Table I, Fig. 1) of the humpback whale.

Of the cranial nerves, the trigeminus is the thickest, followed by the nervus acusticus and opticus, which are the same size. The tractus opticus is narrower than the nervus opticus, as in the sei whale, because fibers from the chiasma penetrate into the hypothalamus. The nervus glossopharyngicus is essentially more developed than that of *Balaenoptera borealis*. The cerebellum (Table III, Fig. 6) show the typical cetacean characteristics. The paraflocculus is large, the lobulus flocculo-nodularis is, in comparison, very undeveloped.

Quotients (length of hypothalamus: length of telencephalon, PILLERI 1962), angles (Fig. 2) and weight determinations show that the humpback whale has a level of cerebralisation (degree of neocortical development) which lies between the right whale (*Eubalaena australis* DESMOULINS; PILLERI 1963) and the sei whale (*Balaenoptera borealis* LESSON; PILLERI 1965). According to these comparisons, the sei whale is the most differentiated.

LITERATURE

- PILLERI, G.: Die zentralnervöse Rangordnung der *Cetacea* (*Mammalia*). Acta anat. (Bale) 51: 241-258 (1962).
- Morphologie des Gehirnes des "Southern Right Whale" *Eubalaena australis* DESMOULINS 1822 (*Cetacea, Mysticeti, Balae-nidae*). Acta zool. (Stockholm) 46: 245-272 (1963).
- Morphologie des Gehirnes des Seiwals, *Balaenoptera borealis* LESSON (*Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae*). J. Hirnforsch. (Berlin). In print, 1965.
-

PLANCHE I

FIG. 1

Leaping humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) Bermuda area, Foto John Dominis.

FIG. 2

Lateral view of the brain of *Megaptera novaeangliae*
(Collection of Dr. G. Pilleri).

PLANCHE II

FIG. 3

Sagittal section of the brainstem of *Megaptera*: a = Corpus callosum, b = Fornix, c = Massa intermedia, d = Commissura anterior, e = Chiasma opticum, f = infundibulum, g = neurohypophysis, h = adenohypophysis, k = rete mirabile of the dura, l = lamina quadrigemina, m = pons, n = medulla oblongata, o = cerebellum.

FIG. 4

Coronal sections of the left hemisphere of *Megaptera*: a = corpus callosum, b = ventriculus lateralis, c = nucleus caudatus, d = capsula interna, e = putamen, f = insula Reili, g = thalamus, h = claustrum, k = amygdala, i = temporal lobe, l = fornix.

PLANCHE III

FIG. 5

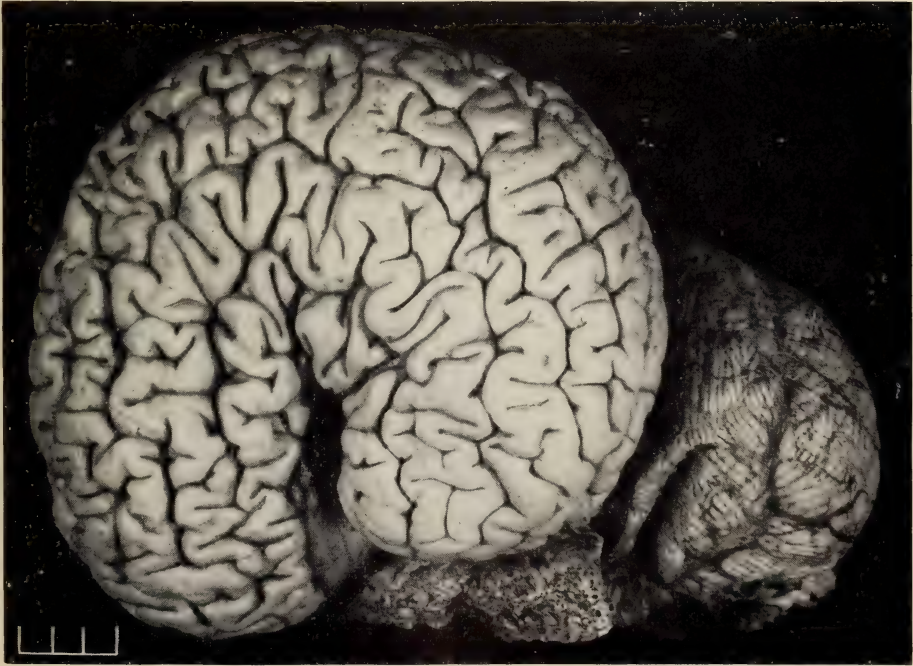
Coronal sections of the left hemisphere of *Megaptera*: g = thalamus, m = cornu ammonis, n = cornu occipitale of the ventricle.

FIG. 6

Dorsal view of the cerebellum of *Megaptera*: IV = Nervus trochlearis.



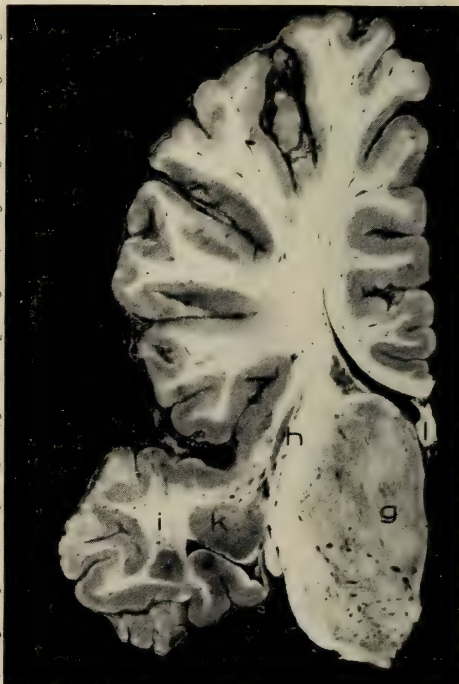
1



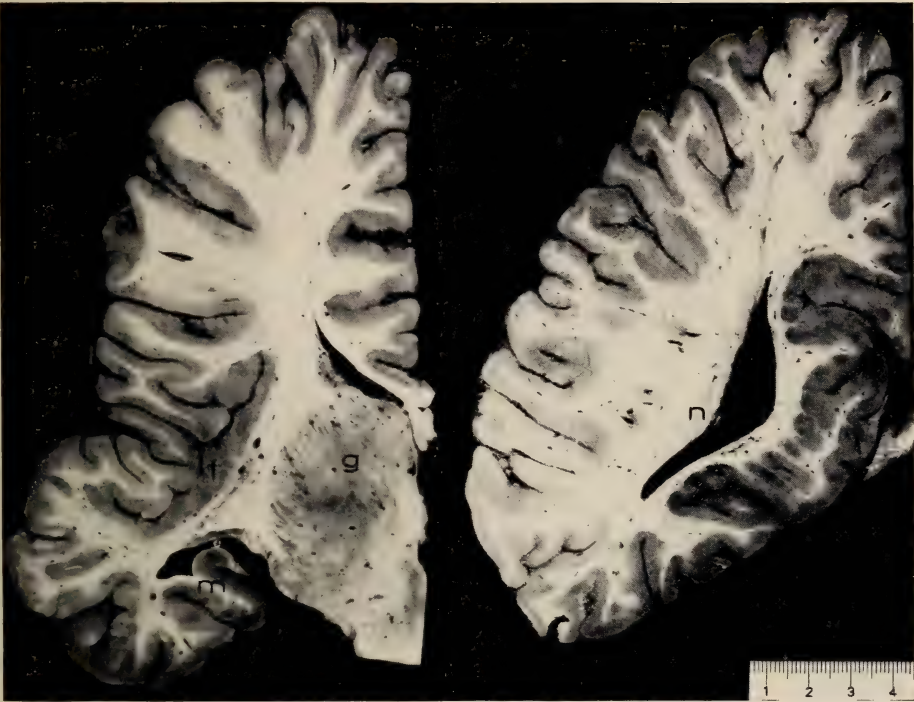
2



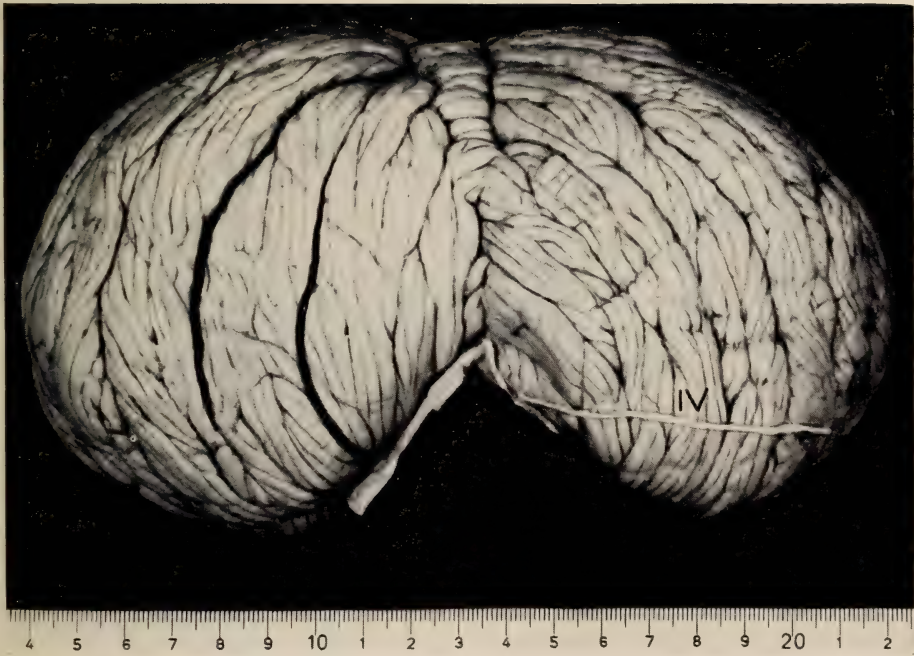
3



4



5



6



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

VILLY AELLEN

Sous-Directeur

HERMANN GISIN

Conservateur principal

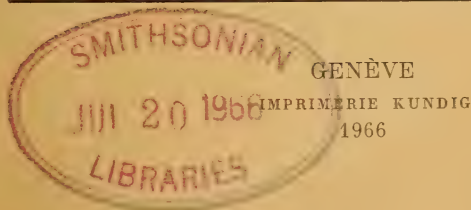
et

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal

HOMMAGE A JAKOB SEILER

à l'occasion de son 80^e anniversaire



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 73. En cours de publication

Fascicule 1.

	Pages
N° 1. AEBLI, Heinrich. Rassenunterschiede in Bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei <i>Rana temporaria</i> in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). Mit 6 Abbildungen und 10 Tabellen	1-36
N° 2. DUBOIS, Georges. Un Néodiplostome (Trematoda: Diplostomatidae) chez le Tamarin <i>Leontocebus nigricollis</i> (Spix). Avec 3 figures dans le texte	37-42
N° 3. GALLERA, J. et C. DICENTA. Renversement de l'axe dorso-ventral du nœud de Hensen dans la ligne primitive de l'embryon de Poulet. Avec 6 figures dans le texte	43-54
N° 4. HÄUSERMANN, Walter. Untersuchungen zur Variabilität der Sex Ratio von <i>Planococcus citri</i> (Risso) (Coccoidea: Homoptera)	55-112
N° 5. PILLERI, G. Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins <i>Platanista gangetica</i> . Mit 2 Textfiguren und 3 Tafeln	113-118
N° 6. AELLEN, V. Notes sur <i>Tadarida teniotis</i> (Raf.) (Mammalia, Chiroptera) — I. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. Avec 5 figures dans le texte et 1 planche hors-texte	119-160
N° 7. PILLERI, G. Note on the brain anatomy of the humpback whale, <i>Megaptera novaengliae</i> . With 2 figures in the text and 3 plates	161-165

Fascicule 2.

ULRICH, Hans. Jakob Seiler zum 80. Geburtstag. Sein wissenschaftliches Werk	167-184
N° 8. BOURGOGNE, Jean. Un Eumeta nouveau de l'Angola (<i>Lep. Psychidae</i>). Avec 11 figures dans le texte	185-192
N° 9. BOVEY, Paul. Le problème des formes orange chez <i>Zygaena ephialtes</i> (L.). Avec 1 planche en couleurs hors texte	193-218
N° 10. CHEN, P. S., F. HANIMANN und C. ROEDER-GUANELLA. Phosphatester der Aminosäuren Serin und Tyrosin sowie des Äthanolamins in <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 4 Textabbildungen	219-228
N° 11. GLOOR, H. und H. R. KOBEL. <i>Antennapedia</i> (<i>ss^{Anp}</i>), eine homoöotische Mutante bei <i>Drosophila hydei</i> Sturtevant. Mit 4 Textfiguren und 1 Tafel	229-252
N° 12. HADORN, Ernst. Über eine Änderung musterbestimmender Qualitäten in einer Blastemkultur von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	253-266
N° 13. HALKKA, Ritva and Olli HALKKA. Periodomorphosis of Intersexual Individuals in the Diplopod <i>Schizophyllum sabulosum</i> (L.). With 12 text figures	267-282

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 105.—

Union postale Fr. 110.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève





JAKOB SEILER



Jakob Seiler zum 80. Geburtstag

Sein wissenschaftliches Werk

von

Hans ULRICH

Zoologisches Institut der Eidg.
Technischen Hochschule, Zürich

Am 16. Mai 1966 vollendet JAKOB SEILER sein achtzigstes Lebensjahr. Freunde, Kollegen und ehemalige Schüler beglückwünschen ihn aufs herzlichste zu seinem Geburtstag und widmen ihm dieses Heft als Ausdruck ihrer Freundschaft, Verehrung und Dankbarkeit, in Würdigung seines erfolgreichen Wirkens als Forscher und Hochschullehrer.

Das wissenschaftliche Lebenswerk unseres Jubilars nahm seinen Anfang mit einer Dissertation, die er im Münchner Zoologischen Institut unter der Leitung von RICHARD GOLDSCHMIDT ausarbeitete und mit der er 1914 an der Universität Zürich promovierte. Sie trug den Titel „Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren“.

Kreuzungsergebnisse von DONCASTER und GOLDSCHMIDT hatten zu der Annahme geführt, dass bei Schmetterlingen nicht — wie für andere Objekte bekannt war — das Männchen, sondern das Weibchen heterogametisch sein müsse. Tatsächlich konnte SEILER in seiner Doktorarbeit bei *Phragmatobia fuliginosa* zytologisch die weibliche Heterogametie eindeutig nachweisen.

Durch diese Dissertation, die zu den klassischen zytogenetischen Arbeiten zählt, wurde der Weg bestimmt, den der junge Doktor bei seiner weiteren Forschung einschlug und als erfolgreicher Wissenschaftler in 50 Jahren zäher und konsequenter

Arbeit nicht mehr verlassen sollte. Festgelegt waren auch die Objekte seiner Untersuchungen: die Schmetterlinge. An ihnen hat er bis heute festgehalten und nur einmal hat er die Zytologie eines anderen Insekts, des parthenogenetischen Käfers *Otiorrhynchus sulcatus*, untersucht.

Verfolgen wir den Weg SEILERS an Hand seiner wissenschaftlichen Publikationen, so können wir drei, allerdings nicht scharf voneinander abgegrenzte Zeitabschnitte erkennen, in denen jeweils ein anderes spezielles Problem im Vordergrund der Forschungsarbeit stand.

Der erste Abschnitt begann 1913 mit einem kurzen Bericht über die Resultate der ein Jahr später veröffentlichten Dissertation und reichte bis 1926. In diesen Jahren arbeitete SEILER, nachdem er 1914 promoviert hatte, zunächst als Assistent von GOLDSCHMIDT im Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem, ab 1920 sodann in dem biologischen Privatinstitut, das sein Freund Dr. C. B. HANIEL in Schlederlohe im Isartal eingerichtet hatte. Das hauptsächliche Forschungsproblem dieser Zeit war die Zytologie der Schmetterlinge, insbesondere ihre chromosomale Geschlechtsbestimmung.

Die Geschlechtschromosomenverhältnisse bei *Phragmatobia fuliginosa*, dem Objekt der Doktorarbeit, waren recht kompliziert. SEILER suchte deshalb nach Schmetterlingen, bei denen die bereits bewiesene, aber noch nicht allgemein anerkannte Heterogametrie des Weibchens modellmässig klar demonstriert werden könnte, und er fand sie unter den Psychiden. Bei *Fumea casta* und *Talaeporia tubulosa* ermittelte er den gesamten Chromosomenzyklus und stellte dabei u.a. fest, dass bei beiden Arten — neben 60 bzw. 58 Autosomen — das Weibchen ein X-, das Männchen zwei X-Chromosomen besitzt; die Heterogametrie des Schmetterlingsweibchens wurde also aufs schönste bestätigt.

Bei beiden Objekten traten Ausnahme-Weibchen ohne X-Chromosomen auf. Sie wurden einem Non-disjunction der Geschlechtschromosomen zugeschrieben, einem Vorgang, der soeben durch BRIDGES bei *Drosophila* festgestellt worden war.

Auch andere Untersuchungen SEILERS lieferten wichtige Beiträge zu allgemeinen genetischen Fragen, die damals lebhaft diskutiert wurden. So liess sich bei *Phragmatobia fuliginosa* in Kreuzungen von Rassen mit verschiedener Chromosomenzahl das

Mendeln der Chromosomen beweisen. Das bedeutete eine wesentliche Stütze für die zu jener Zeit noch umstrittene Chromosomentheorie der Vererbung. Untersuchungen an *Lymantria monacha* und *Solenobia pineti* lieferten zytologische Beiträge zur crossing-over-Hypothese. Ferner nahm SEILER auf Grund eigener Ergebnisse und in einem Sammelreferat zur Chiasmatype-Hypothese kritisch Stellung.

Allgemein bekannt geworden sind die schönen Experimente an *Talaeporia fuliginosa*, in denen es gelang, die Wanderungsrichtung des unpaaren X-Chromosoms bei der ersten Reifeteilung des Eies durch äussere Bedingungen — Temperatur oder Ueberreife der Eier — zu beeinflussen und auf diese Weise das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen zu verschieben.

Die Arbeit, mit der SEILER sich 1922 an der Universität München habilitierte, betraf die Biologie und die Zytologie der Parthenogenese von *Solenobia triquetrella* und *Solenobia pineti*, zwei Psychidenarten, bei denen sowohl parthenogenetische als auch bisexuelle Rassen existieren. In dieser Habilitationsschrift wurde somit zum ersten Mal das Objekt genannt und eingehend behandelt, das in den folgenden Jahrzehnten grosse Bedeutung gewinnen sollte: *Solenobia triquetrella*.

Im Jahre 1926 berichtete SEILER an der Jahresversammlung der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Fribourg erstmals darüber, dass aus der Kreuzung von tetraploid parthenogenetischen Weibchen von *S. triquetrella* mit Männchen der diploid zweigeschlechtlichen Rasse triploide intersexe Tiere hervorgehen. Damit begann der zweite, der längste Forschungsabschnitt, der bis 1958 dauerte. In dieser Zeit stand die Analyse des Intersexualitätsphänomens im Mittelpunkt der Untersuchungen. Sie wurden zunächst noch in Schlederlohe durchgeführt, ab 1928 dann im Zoologischen Institut der Universität München, die SEILER als Extraordinarius berufen hatte, und schliesslich in Zürich am Landwirtschaftlich-Anatomisch-Physiologischen Institut der Eidg. Technischen Hochschule, das er 1933 als Nachfolger von MAX KÜPFER übernahm. Es wurde einige Jahre später in „Zoologisches Institut“ umbenannt.

GOLDSCHMIDT hatte auf Grund einer Untersuchung von Morphologie und Entwicklungsgeschichte der diploiden intersexen Tiere, die er bei der Kreuzung verschiedener Rassen des Schwammspinners *Lymantria dispar* erhielt, das bekannte Zeitgesetz der

Intersexualität aufgestellt. Es besagt: Intersexe beginnen ihre Entwicklung unter der Herrschaft der weiblichen (F) oder der männlichen (M) Geschlechtsfaktoren in Richtung auf das Weibchen bzw. Männchen, je nachdem, welches Geschlecht ihnen auf Grund ihrer Geschlechtschromosomenkonstitution ($XY = \text{♀}$, $XX = \text{♂}$) zukommt. An einem bestimmten Zeitpunkt der Entwicklung, dem „Drehpunkt“, übernehmen dann die entgegengesetzten Faktoren die Herrschaft; die Entwicklung schlägt um und setzt sich in Richtung auf das andere Geschlecht fort.

SEILER begann seine Untersuchungen an den Intersexen von *S. triquetrella* mit der Absicht, die scheinbar gut begründete Theorie seines Lehrers GOLDSCHMIDT an seinem Objekt zu bestätigen und im einzelnen zu beweisen.

Solenobia ist für Intersexualitätsstudien nicht nur deshalb gut geeignet, weil bei ihr, wie allgemein bei Insekten, Geschlechtshormone keine Rolle spielen, sondern speziell auch wegen ihres — für Psychiden typischen — grossen sexuellen Dimorphismus: die Männchen sind normal ausgebildete geflügelte Schmetterlinge, die Weibchen hingegen sind flügellos, und auch viele andere Organe sind bei ihnen stark reduziert. Intersexe Individuen sind daher bei *Solenobia* gut erkennbar, bei jedem einzelnen lassen sich die Intersexualitätsgrade einer Reihe von Organen feststellen, meist zahlenmässig genau angeben und miteinander vergleichen, und es kann der mittlere Intersexualitätsgrad für jedes Individuum berechnet werden. Ferner lässt sich die Variabilität des Intersexualitätsgrades einzelner Organe oder ganzer Individuen innerhalb einer Geschwisterschaft ermitteln. Diese Variabilität ist bei *Solenobia* gross: es treten in der F_1 der Kreuzung eines tetraploid parthenogenetischen Weibchens mit einem Männchen der bisexuellen Rasse alle Zwischenstufen zwischen den beiden Geschlechtern auf. Das steht im Gegensatz zu dem Befund GOLDSCHMIDTS, dass bei Rassenkreuzungen von *Lymantria* jeweils Nachkommen mit ungefähr demselben Intersexualitätsgrad entstehen.

Unter Ausnützung der Vorzüge seines Versuchsobjektes analysierte SEILER, unterstützt von Mitarbeitern und Schülern, das komplizierte und sehr mannigfaltige Mosaik der aus verschiedenen Kreuzungen mit Tieren von vielen Fundorten hervorgegangenen Intersexe von *S. triquetrella* makroskopisch und mikroskopisch, ermittelte die Korrelation zwischen dem Intersexualitätsgrad der

verschiedenen Organe und verfolgte die Entwicklung normaler und intersexer Tiere bis in alle Einzelheiten. Die in zahlreichen Publikationen mitgeteilten Resultate der Forschungsarbeit, die wegen der nicht leichten Züchtbarkeit und der einjährigen Generationsdauer der Tiere recht mühsam war, stellte SEILER 1949 zusammenfassend in „Experientia“ dar, später in einer umfangreichen Arbeit (1958) über die Entwicklung des Genitalapparates der Intersexe, zuletzt dann in einem Vortrag, den er 1963 am XI. Internationalen Genetiker-Kongress in Den Haag hielt.

Die kritische Prüfung des reichen Tatsachenmaterials zeigte, dass das Zeitgesetz GOLDSCHMIDTS für *Solenobia* nicht gilt, und zwar weder für die triploiden Intersexe, die aus der Kreuzung tetraploid parthenogenetischer Weibchen mit diploiden Männchen hervorgehen, noch für die — wie bei *Lymantria* — diploiden intersexen Weibchen, die bei der Artkreuzung *S. fumosella* ♀ × *S. triquetrella* ♂, neben normalen diploiden Männchen, erhalten wurden und in jeder Hinsicht mit den triploiden Intersexen übereinstimmen. SEILER gibt für das Intersexualitätsphänomen bei seinem Objekt folgende genetische und entwicklungsgeschichtliche Erklärung:

Solenobia triquetrella ist getrenntgeschlechtlich mit chromosomaler Geschlechtsbestimmung und weiblicher Heterogametie. Von den Geschlechtstaktoren liegen F in den Autosomen, M im X-Chromosom. Das Y-Chromosom fehlt bei vielen Lokalformen und kommt somit, entgegen GOLDSCHMIDTS Annahme für *Lymantria*, nicht als Träger von F in Betracht. Von den Geschlechtstaktoren überwiegt bei den diploiden und tetraploiden Weibchen eindeutig F ($FF > M$ bzw. $4F > 2M$), bei den diploiden Männchen hingegen M ($FF < MM$). So entstehen die reinen Geschlechter. Die Kreuzung $4F\ 2M\ ♀ \times FFMM\ ♂$ ergibt, da die reifen Eier der tetraploiden Weibchen diploid sind (FFM), triploide Tiere mit der Konstitution $3F\ 2M$. Bei ihnen sind F und M in ihrer Stärke ausbalanciert ($3F = 2M$), sie sind daher intersex. Dass die Intersexualität tatsächlich auf der Triploidie der Bastarde beruht und nicht lediglich darauf, dass ein parthenogenetisches Ei besamt wurde, liess sich u.a. dadurch beweisen, dass eine Kreuzung von Weibchen der diploid parthenogenetischen Rasse, die 1934 erstmals auf der Lägern bei Zürich gefunden wurde, mit diploiden Männchen nur diploide Weibchen und Männchen und keine Intersexe ergab. Die diploiden intersexen Weibchen, die — neben normalen Männ-

chen — aus der Kreuzung *S. fumosella* ♀ × *S. triquetrella* ♂ hervorgehen, beruhen darauf, dass — entsprechend wie bei GOLDSCHMIDTS Rassenkreuzungen an *Lymantria* — die Geschlechtsfaktoren der beiden Arten in ihrer Valenz nicht aufeinander abgestimmt sind, so dass bei den weiblichen Bastarden F und M mehr oder minder im Gleichgewicht stehen.

Bei den triploiden und diploiden Intersexen wirken die Geschlechtsfaktoren F und M von Anfang der Entwicklung an und gleichzeitig, nicht zeitlich gestaffelt, wie das Zeitgesetz besagt. Einwirkende äussere Faktoren entscheiden dann bereits auf einem frühen Entwicklungsstadium, ob die einzelne Körperzelle männlich oder weiblich wird. Sie hat nur diese Alternative, intermediär vermag sie nicht zu reagieren. Indem auf diese Weise manche Zellen oder Zellverbände eines Individuums männlich, andere weiblich werden, kommt der komplizierte und sehr variable Bau der Intersexe zustande, die mosaikartig kleinere oder grössere männliche und weibliche Areale nebeneinander aufweisen.

Die neue entwicklungsphysiologische Deutung der Intersexe hat SEILER in eingehenden Untersuchungen an *Solenobia* gewonnen. Trifft sie auch für die Intersexe von *Lymantria* zu, gilt also auch für das Objekt GOLDSCHMIDTS das Zeitgesetz nicht? Manches spricht dafür, dass dem so ist, doch lässt sich die Frage nicht eindeutig beantworten. Das Tatsachenmaterial reicht bei *Lymantria* nicht aus. Eine Neuuntersuchung ist hier notwendig.

Nach seinem 70. Geburtstag trat SEILER vom Lehramt zurück. Seit April 1957 arbeitet er in einem Laboratorium, das ihm die ETH in der Nähe des Zoologischen Institutes zur Verfügung gestellt hat, weiterhin unterstützt durch den Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung. In bewundernswerter geistiger und körperlicher Frische geht er unentwegt seinen Problemen nach, vielleicht noch konzentrierter als vordem, da er jetzt frei von Instituts- und Unterrichtspflichten ist.

1958 erschien die schon erwähnte Arbeit über die Entwicklung des Genitalapparates der Intersexe. Damit war der Zeitabschnitt zu Ende, in welchem die Intersexualität Hauptforschungsthema war. Im nun beginnenden dritten Abschnitt stand und steht bis heute das Problem der Entstehung der Parthenogenese bei *S. triquetrella*, das auch früher schon wiederholt erörtert worden war, im Vordergrund der Forschungsarbeit.

In sechs inhaltsreichen Arbeiten hat SEILER in den Jahren 1959-1965 über die Resultate seiner Untersuchungen zu diesem Problem an der diploid bisexuellen und den beiden parthenogenetischen Rassen, der diploiden und der tetraploiden, berichtet. Diese Untersuchungen, in die jeweils viele Lokalformen einbezogen wurden, betreffen die Zytologie der Eireifung, der Parthenogenese, der Befruchtung, der Geschlechtsbestimmung und der frühen Embryonalentwicklung; das Verhalten der Weibchen nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle; die Besamung und Entwicklung der Eier von begatteten parthenogenetischen Weibchen, u.a.m.; schliesslich die geographische Verbreitung der drei Rassen. Besondere Aufmerksamkeit wurde dabei der Frage geschenkt, ob bei manchen Lokalformen Übergänge zwischen bisexueller und parthenogenetischer Fortpflanzung und zwischen Diploidie und Tetraploidie zu finden sind.

Insgesamt lässt sich aus den vielfältigen biologischen und zytologischen Befunden schliessen, dass aus der diploid bisexuellen Rasse die diploid parthenogenetische und aus dieser die tetraploide Rasse hervorgegangen ist. Ein direkter Übergang der diploid bisexuellen zur tetraploid parthenogenetischen Form erfolgt offenbar nicht.

Mit diesen Schlussfolgerungen steht die geographische Verbreitung der Rassen im Einklang. Schon 1943 und 1946 hatte SEILER über das Vorkommen der verschiedenen Rassen in der Schweiz und anderwärts berichtet. Damals war die Zahl bekannter Fundorte noch relativ klein. Systematisches Suchen führte im Laufe der Jahre zur Entdeckung von immer mehr Fundstellen. Besonders eifrig und erfolgreich beim Aufspüren der Tiere war KARL TÖPPEL, der heute noch Verwalter am Zoologischen Institut der ETH ist. 1961 konnte dann eine grosse, 73×57 cm messende Karte der Schweiz veröffentlicht werden, auf der durch verschiedenfarbige Punkte mehr als 350 Fundorte der drei Rassen angegeben sind.

Das Studium dieser Karte, die ein wahres Kunstwerk ist, führte in Verbindung mit den biologischen und zytologischen Daten SEILER zu folgender Theorie über das Schicksal von *S. triquetrella* und das Entstehen ihrer Parthenogenese und der Tetraploidie in Raum und Zeit:

Ursprünglich kam die Art nur in der bisexuellen Form vor. Diese überlebte die Eiszeit auf den Nunatakkern im Schweizer

Alpenvorland, auf den Bergen also, die als Inseln aus dem Gletschermeer herausragten. Dementsprechend ist die bisexuelle Rasse heute noch auf diesen Bergen oder in ihrer Nähe zu finden. Am Ende der letzten Eiszeit folgten die Tiere den sich zurückziehenden Gletschern und besiedelten so wieder das ganze Land. Die Wanderung erfolgte durch die Raupen « zu Fuss »; denn die adulten Weibchen waren schon damals flügellos und entfernten sich nach dem Schlüpfen aus der Puppenhülle nicht von dem verlassenen Raupensack, in den sie ihre Eier ablegen. Das schrittweise neu besetzte Gebiet war zunächst sehr dünn besiedelt. Daher blieben häufig Weibchen unbegattet. Eine Tendenz zur Parthenogenese, wie sie auch heute bei Weibchen der bisexuellen Rasse besteht, erlangte damit einen Selektionsvorteil. So entstand zu beiden Seiten der Nunatak-Region, also im Jura und im nördlichen Randgebiet der Alpen, die diploid parthenogenetische Rasse, und hier wird sie auch heute noch hauptsächlich gefunden. Im weiteren Verlauf des Rückzugs der Gletscher und des Nachwanderns der Tiere erfolgte dann der Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese. — Warum und wie das geschehen sein dürfte, damit befasst sich SEILER eingehend in einer speziellen Arbeit (1964). — Die grösseren und fruchtbareren tetraploiden Weibchen besiedelten die zuletzt eisfrei werdenden, klimatisch i.a. ungünstigeren Täler der Alpen, wo auch heute noch hauptsächlich die tetraploid parthenogenetische Rasse vorkommt.

Diese hier nur kurz skizzierte Theorie über die Evolution der Parthenogenese und Polyploidie von *Solenobia triquetrella* hat sich auch bei der Deutung mancher spezieller Situationen gut bewährt; so bei der Beurteilung der Funde am Ende des Rhonegletschers im oberen Wallis, am Südhang der Alpen und in den Ostalpen.

* * *

Das Thema, das RICHARD GOLDSCHMIDT vor mehr als fünfzig Jahren seinem jungen Doktoranden stellte, war so reich an Fragen, dass es zu einer Lebensaufgabe werden konnte. Aus der Dissertation über die Geschlechtschromosomen der Schmetterlinge erwuchs ein wissenschaftliches Lebenswerk von bestechender Geschlossenheit und Konsequenz, originell und bewundernswert exakt. Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechts und die stammes-

geschichtliche Rückbildung der Bisexualität zur Parthenogenese, das sind die zentralen Probleme dieses Werkes, und sie wurden durch die Forschungsarbeit SEILERS ganz wesentlich aufgehehlt. In Dankbarkeit und Freundschaft beglückwünschen wir JAKOB SEILER an seinem 80. Geburtstag zu seiner grossen und vorbildlichen wissenschaftlichen Leistung und wünschen ihm weiterhin Gesundheit und Schaffenskraft, damit er vollenden kann, was er sich noch an Aufgaben gestellt hat.

Verzeichnis der Publikationen von J. Seiler

ZUSAMMENGESTELLT VON E. BRUNOLD UND H. ULRICH

- SEILER, J. 1913. *Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren*. Zool. Anz. 41: 246-251.
- 1914. *Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung*. Arch. Zellforsch. 13: 159-269.
- 1917a. *Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden*. Z. Vererbungslehre 18: 81-92.
- 1917b. *Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen*. Sitzungsberichte d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin 1917, 107-113.
- 1920a. *Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden*. I. *Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei Talaeporia tubulosa Retz*. Arch. Zellforsch. 15: 249-268.
- 1920b. *Von dem Schlüpfen der Psychiden*. Internat. Entomol. Z. Guben 14: 3.
- 1920c. *Von dem Schlüpfen der Psychiden*. Entomol. Z. Frankfurt a. M. 34: 1-4.
- 1921a. *Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden*. II. *Die Chromosomenzyklen von Fumea casta und Talaeporia tubulosa*. „Non-Disjunktion“ der Geschlechtschromosomen. Arch. Zellforsch. 16: 19-46.
- 1921b. *Neue Ergebnisse der Chromosomenforschung*. Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Ges., Schaffhausen 1921, 1-11.
- SEILER, J. und HANIEL, C. B. 1921. *Das verschiedene Verhalten der Chromosomen in Eireifung und Samenreifung von Lymantria monacha L. Ein zytologischer Beitrag zur Austausch-(Crossing-over-) Hypothese*. Z. Vererbungslehre 27: 81-103.
- SEILER, J. 1922. *Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden*. III. *Chromosomenkoppelungen bei Solenobia pineti*, Z. Eine zytologische Basis für die Faktorenaustausch-Hypothese. Arch. Zellforsch. 16: 171-216.

- SEILER J. 1923. *Geschlechtschromosomen-Untersuchungen an Psychiden*. IV. *Die Parthenogenese der Psychiden*. Biologische und zytologische Beobachtungen. Habilitationsschrift. Z. Vererbungslehre 31: 1-99.
- 1924a. *Furchung des Schmetterlingeies ohne Beteiligung des Kernes*. Biol. Zbl. 44: 68-71.
- 1924b. *Die Crossing-over-Studien der Schule Morgan*. Naturwissenschaften 12: 677-685.
- 1925a. *Ergebnisse aus Kreuzungen zwischen zwei Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl*. Sitzungsbericht Ges. f. Morph. u. Physiol., München 36: 1-3.
- 1925b. *Zytologische Vererbungsstudien an Schmetterlingen*. I. *Ergebnisse aus Kreuzungen von Schmetterlingsrassen mit verschiedener Chromosomenzahl. Ein Beweis für das Mendeln der Chromosomen*. Arch. Jul. Klaus-Stift. 1: 63-117.
- 1926a. *Autoreferat über die vorstehende Arbeit*. Anthropol. Anz. 4: 104.
- 1926b. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge*. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges., Freiburg 1926, 221-222.
- 1926c. *Die Chromosomentheorie der Vererbung. Ein experimentell-zytologischer Nachweis ihrer Richtigkeit*. Die Erde 3: 677-695.
- 1926d. *Die Chiasmastypie als Ursache des Faktorenaustausches*. Sammelreferat. Z. Vererbungsl. 41: 259-284.
- 1927a. *Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei Bonellia. Zusammenfassende Darstellung und Versuch einer neuen Deutung*. Naturwissenschaften 15: 33-43.
- 1927b. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge*. Biol. Zbl. 47: 426-446.
- 1928. *Darwinsche Auslesetheorie und moderne Genetik*. Süddeutsche Monatshefte 25: 405-409.
- 1929a. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge*. I. *Die Keimdrüsen der intersexen F_1 -Raupen*. Roux' Arch. Entw.-Mech. 119: 543-576.
- 1929b. *Die Lokalisation der Erbfaktoren in den Chromosomen*. Verh. Deutschen Zool. Ges. 1929, 238-266.
- 1929c. Selenka-Goldschmidt, *Zoologisches Taschenbuch für Studierende*. Heft 2: *Wirbeltiere*, 8. verbesserte Auflage. Georg Thieme Verl. Leipzig.
- 1931. Selenka-Goldschmidt, *Zoologisches Taschenbuch für Studierende*. Heft 1: *Wirbellose und allgemeine Zoologie*, 8. verbesserte Auflage. Georg Thieme Verl. Leipzig.

- SEILER, J. 1935. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge*. III. Der Einfluss von Temperaturfaktoren auf das F_1 -Resultat der *Solenobia triquetrella*-Kreuzungen. Rev. Suisse Zool. 42: 437-445.
- 1936a. *Neue Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer Schmetterlinge mit Männchen zweigeschlechtlicher Rassen*. Verh. Deutschen Zool. Ges. 1936, 147-150.
- 1936b. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge*. IV. Entwicklungsmechanische Bemerkungen über die intersexen F_1 -Puppen aus den *Solenobia triquetrella*-Kreuzungen. Z. Vererbungslehre 72: 361-377.
- 1937. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge*. V. Die *Solenobia*-Intersexe und die Deutungen des Phänomens der Intersexualität. Rev. Suisse Zool. 44: 283-307.
- 1938a. *Ergebnisse aus der Kreuzung einer diploid-parthenogenetischen Solenobia triquetrella mit Männchen einer bisexualen Rasse (vorläufige Mitteilung)*. Rev. Suisse Zool. 45: 405-412.
- 1938b. *Richard von Hertwig*. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. Chur 1938, 442-443.
- SEILER, J. und SCHÄFFER, K. 1938. *Der Chromosomenzyklus einer diploid parthenogenetischen Solenobia triquetrella*. Arch. exp. Zellforsch. 22: 215-216.
- SEILER, J. 1939. *Zur Fortpflanzungsbiologie einiger Solenobia-Arten*. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 17: 1-24.
- 1941. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge*. VIII. Warum treten in F_1 der Kreuzung tetraploid parthenogenetischer Weibchen von *Solenobia triquetrella* mit Männchen bisexualer Rassen alle Zwischenstufen zwischen den beiden Geschlechtern auf? Z. Vererbungslehre 79: 473-486.
- SEILER, J. und SCHÄFFER, K. 1941. *Der Chromosomenzyklus einer diploid parthenogenetischen Solenobia triquetrella*. Die automitischen Vorgänge zu Beginn der Furchung. Rev. Suisse Zool. 48: 537-540.
- SEILER, J. 1942. *Resultate aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge*. 2. Jber. Schweiz. Ges. Vererbungsforsch.; Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 17: 513-528.
- 1943. *Über den Ursprung der Parthenogenese und Polyploidie bei Schmetterlingen*. 3. Jber. Schweiz. Ges. Vererbungsforsch.; Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 18: 691-699.
- 1945. *Analyse eines intersexen Freilandtieres von Solenobia alpicolella R. (Ein Beitrag zum Phänomen der Intersexualität)*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 20 (Ergänzungsband): 217-235.

- SEILER, J. 1946a. *Bemerkungen zu Goldschmidts Interpretation der intersexen Solenobien*. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 21: 273-275.
- 1946b. *Die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Rassen von Solenobia triquetrella (Psychidae) in der Schweiz*. Rev. Suisse Zool. 53: 529-533.
- 1947. *Die Zytologie eines parthenogenetischen Rüsselkäfers, Otiorhynchus sulcatus F.* Chromosoma 3: 88-109.
- 1949a. *L'intersexualité chez les Lépidoptères*. 13^e Congrès internat. Zoologie, Paris 1948, 155-159.
- 1949b. *Resultate aus einer Artkreuzung zwischen Solenobia triquetrella F. R. \times Solenobia fumosella H. (Lepid. Psychidae) mit Intersexualität in F_1* . Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 24: 124-154.
- 1949c. *Das Intersexualitätsphänomen. Zusammenfassende Darstellung des Beobachtungsmaterials an Solenobia triquetrella (Lepid. Psychidae) und Deutungsversuch*. Experientia 5: 425-438.
- SEILER, J., HUMBEL, E. und AMMANN, H. 1949. *Das sexuelle Mosaik diploider Intersexe aus der Kreuzung Solenobia triquetrella \times S. fumosella (Lepidoptera, Psychidae)*. Experientia 5: 115.
- SEILER, J. und GESSNER, B. 1950. *Die automiktischen Vorgänge im Ei der tetraploid parthenogenetischen Solenobia triquetrella F. R. (Psychidae, Lepid.)*. Chromosoma 4: 91-107.
- SEILER, J. und Mitarbeiter. 1951. *Analyse des intersexen Fühlers von Solenobia triquetrella (Psychidae, Lepid.)*. Rev. Suisse Zool. 54: 489-495.
- SEILER, J. 1953. *Die Zytologie und Geschlechtsbestimmung der diploid parthenogenetischen Solenobia triquetrella*. 13. Jber. Schweiz. Ges. Vererbungsforsch.; Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 28: 40-47.
- 1955. *Geschlechtsvererbung*. Schweiz. Hochschulzeitg. 28: 283-288.
- PUCHTA, O. und SEILER, J. 1955. *Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von Solenobia triquetrella (Lepid. Psychidae)*. Rev. Suisse Zool. 62: 334-337.
- SEILER, J. und PUCHTA, O. 1956. *Die Fortpflanzungsbiologie der Solenobien (Lepid. Psychidae), Verhalten bei Artkreuzungen und F_1 -Resultate*. Roux' Arch. Entw.-Mech. 149: 115-246.
- SEILER, J. unter Mitarbeit von O. PUCHTA, E. BRUNOLD und M. RAINER. 1958. *Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von Solenobia triquetrella F. R. (Lepid. Psychidae). Deutung des Intersexualitätsphänomens*. Roux' Arch. Entw.-Mech. 150: 199-372.

- SEILER, J. 1959. *Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F. R. (Lepidoptera, Psychidae). I. Mitteilung — Die Zytologie der bisexuellen S. triquetrella, ihr Verhalten und ihr Sexualverhältnis. Chromosoma 10: 73-114.*
- SEILER, J. unter Mitarbeit von K. SCHÄFFER. 1960. *Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F. R. (Lepidoptera, Psychidae). II. Mitteilung — Analyse der diploid parthenogenetischen S. triquetrella. Verhalten, Aufzuchtresultate und Zytologie. Chromosoma 11: 29-102.*
- SEILER, J. 1961. *Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F. R. (Lepidoptera, Psychidae). III. Mitteilung — Die geographische Verbreitung der drei Rassen von Solenobia triquetrella (bisexuell, diploid und tetraploid parthenogenetisch) in der Schweiz und in angrenzenden Ländern und die Beziehungen zur Eiszeit. Bemerkungen über die Entstehung der Parthenogenese. Z. Vererbungslehre 92: 261-316.*
- 1963a. *Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F. R. (Lepidoptera, Psychidae). IV. Mitteilung — Wie besamen begattete diploid und tetraploid parthenogenetische Weibchen von S. triquetrella ihre Eier? Schicksal der Richtungskörper im unbesamten und besamten Ei. Vergleich der Ergebnisse mit F₁-Aufzuchten und Beziehungen zur Genese der Parthenogenese. Z. Vererbungslehre 94: 29-66.*
- 1963b. *Sexuality as developmental process. Genetics Today. Proc. XI. Internat. Congr. Genetics, The Hague 1963, Vol. 2: 199-207.*
- 1964. *Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F. R. (Lepidoptera, Psychidae). V. Mitteilung — Biologische und zytologische Beobachtungen zum Übergang von der diploiden zur tetraploiden Parthenogenese. Chromosoma 15: 503-539.*
- 1965. *Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F. R. (Lepidoptera, Psychidae). VI. Mitteilung — Umbau im Karyotyp der diploid parthenogenetischen S. triquetrella von Alpe di Melano, nebst Bemerkungen über Komplexchromosomen. Chromosoma 16: 463-476.*
-

Unter der Leitung von Prof. J. Seiler entstandene Arbeiten (1929-1958)

- BAUMGARTNER, W. J. 1929. *Die Spermatogenese bei einer Grille, Nemobius fasciatus*. Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. 9: 603-639.
- LAUTENSCHLAGER, F. 1932. *Die Embryonalentwicklung der weiblichen Keimdrüse bei der Psychide Solenobia triquetrella*. Zool. Jb., Abt. Anat. 56: 121-162.
- SCHWARTZ, H. 1932. *Der Chromosomenzyklus von Tetraneura ulmi de Geer*. Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. 15: 645-687.
- REITBERGER, A. 1934. *Das Verhalten der Chromosomen bei der pädogenetischen Entwicklung der Cecidomyide Oligarces paradoxus, mit besonderer Berücksichtigung der Chromosomen-Elimination*. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. 1934, 359-360.
- ULRICH, H. 1934. *Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel einer pädogenetischen Gallmücke*. Rev. Suisse Zool. 41: 423-428.
- BUCHNER, H. 1934. *Experimentelle Untersuchungen über die zyklische Sexualität der Rädertiere*. Rev. Suisse Zool. 41: 447-453.
- 1935. *Studien über die Genetik des Generationswechsels bei Rädertieren*. Z. Vererbungslehre 70: 489-490.
- KEIL, I. 1935. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. II. Die äussere Morphologie der F₁-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen (vorläufige Mitteilung)*. Rev. Suisse Zool. 42: 427-436.
- 1936. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. II. Die äussere Morphologie der F₁-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen*. Z. Vererbungslehre 72: 313-360.
- BUCHNER, H. 1936. *Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der Rädertiere*. Z. Vererbungslehre 72: 1-49.
- ULRICH, H. 1936. *Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der heterogenen Cecidomyide Oligarces paradoxus*. Z. Vererbungslehre 71: 1-60.

- BEYER, R. 1937. Über die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den intersexen F_1 -Puppen von *Solenobia triquetrella* (vorläufige Mitteilung). Rev. Suisse Zool. 44: 319-329.
- NÜESCH, H. 1937. Über den Bau der F_1 -Imagotiere von *Solenobia triquetrella* (vorläufige Mitteilung). Rev. Suisse Zool. 44: 309-318.
- BEYER, R. 1940. Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VI. Die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den intersexen F_1 -Puppen von *Solenobia triquetrella*. Z. Vererbungslehre 79: 83-142.
- REITBERGER, A. 1940. Die Cytologie des pädogenetischen Entwicklungszyklus der Gallmücke *Oligarces paradoxus* Mein. Chromosoma 1: 391-473.
- NÜESCH, H. 1941. Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. VII. Die Morphologie der intersexen F_1 -Imagotiere von *Solenobia triquetrella* F. R. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 16: 373-468.
- FLORIN, J. 1944. Die Normalentwicklung der männlichen Geschlechtsorgane bei *Solenobia triquetrella* und Hinblick auf Befunde an Intersexen (vorläufige Mitteilung). 4. Jber. Schweiz. Ges. Vererbungsforsch.; Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 19: 533-536.
- 1945. Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane des Schmetterlings *Solenobia triquetrella* F. R. Ein Beitrag zur Diskussion des Intersexualitätsproblems. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 20: 363-420.
- NARBEL, M. 1945. Cytologie de la parthénogenèse chez une psychide, *Apterona helix* (Sieb.) (Communication préliminaire). 5. Jber. Schweiz. Ges. Vererbungsforsch.; Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 20: 473-476.
- 1946. La cytologie de la parthénogenèse chez *Apterona helix* Sieb. (Lepid. Psychides). Rev. Suisse Zool. 53: 625-681.
- et HOFSTETTER, M. 1950. La cytologie de la parthénogenèse chez *Solenobia* sp. (*lichenella* L. ?) (Lépidoptères, Psychides). Chromosoma 4: 56-90.
- HUMBEL, E. 1950. Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. IX. Analyse männchenähnlicher Intersexe von *Solenobia triquetrella* F. R. Rev. Suisse Zool. 57: 155-235.
- PARDI, L. 1950a. Sui primi processi dello sviluppo nelle uova fecondate di femmine tetraploidi-parthenogenetiche di *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidopt.-Psychidae). Nota preliminare. Caryologia 2: 365-369.
- 1950b. I primi processi dello sviluppo nell'uovo fecondato delle razze tetraploidi-parthenogenetiche di *Solenobia triquetrella* F. R. (Lepidoptera-Psychidae). Chromosoma 4: 108-147.

- PARDI, L. 1951. *Reperti su specie del gen. Solenobia (Lepidopt., Psych.) in Italia*. Boll. di Zool. 18: 131-137.
- AMMANN, H. 1954. *Die postembryonale Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane in der Raupe von Solenobia triquetrella F. R. (Lep.) mit ergänzenden Bemerkungen über die Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparates*. Zool. Jb., Abt. Anat. 73: 337-394.
- SAUTER, W. 1954. *Zur Morphologie und Systematik der schweizerischen Solenobia-Arten (Lep. Psychidae) (vorläufige Mitteilung)*. Mitt. Schweizer. Entomol. Ges. 27: 429-434.
- BRUNOLD, E. 1955. *Die Entwicklung des weiblichen Genitalapparates von Solenobia triquetrella während des Puppenstadiums (vorläufige Mitteilung)*. Rev. Suisse Zool. 62: 208-211.
- SAUTER, W. 1956. *Morphologie und Systematik der schweizerischen Solenobia-Arten (Lep. Psychidae)*. Rev. Suisse Zool. 63: 451-550.
- BRUNOLD, E. 1957. *Die Entwicklung des weiblichen Genitalapparates von Solenobia triquetrella F. R. (Lepid., Psychidae) während des Puppenstadiums*. Zool. Jb., Abt. Anat. 75: 581-614.
- GALLIKER, P. 1958. *Morphologie und Systematik der präimaginalen Stadien der schweizerischen Solenobia-Arten (Lep. Psychidae)*. Rev. Suisse Zool. 65: 95-183.
-

Un *Eumeta* nouveau de l'Angola (*Lep. Psychidae*)

par

Jean BOURGOGNE

Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

Avec 11 figures dans le texte

***Eumeta mercieri* n. sp.**

MATÉRIEL. Deux mâles et une femelle, avec fourreaux, provenant de la région de Cacolo (Angola); l'un des mâles à thorax un peu écrasé et ayant perdu la majorité de ses écailles alaires, l'autre (choisi comme holotype) mieux conservé mais à ailes antérieures déchirées au bord externe.



FIG. 1.

Eumeta mercieri n. sp. holotype ($\times 2,6$).

MÂLE (fig. 1). Semblable par son aspect extérieur, notamment par la coloration, aux *Eumeta* éthiopiens connus, mais plus petit que la plupart d'entre eux.

Envergure 24,5 mm chez les deux exemplaires; longueur de l'aile antérieure (base-apex) respectivement 11 et 11,7 mm.

Ecartement relatif des yeux e/d valant 0,91 et 0,88 (e = distance minimale séparant les yeux; d = grand diamètre de l'œil).

Antennes comme chez les autres espèces éthiopiennes, mais particulièrement longues, atteignant la moitié de la longueur (base-apex) des ailes antérieures, caractère connu seulement chez *Eumeta rotunda* Bourgogne, les autres congénères éthiopiens ayant les antennes nettement plus courtes proportionnellement aux ailes. Rapport longueur antenne sur longueur aile, d'après mesures prises :

<i>mercieri</i>	0,50
<i>rotunda</i>	0,43 à 0,51
<i>cervina</i> , <i>hardenbergi</i> , <i>strandii</i> , <i>rougeoti</i>	0,33 à 0,37.

42 et 44 articles antennaires, nombre spécialement élevé.

Coloration du thorax typique du genre, brun clair à trois bandes dorsales longitudinales et une bande transverse antérieure, toutes brun foncé.

Pattes antérieures présentant une épiphyse particulièrement grêle, nettement plus courte que chez les congénères éthiopiens qui en sont pourvus, comme le montre le rapport entre sa longueur et celle du tibia :

<i>mercieri</i>	0,56 et 0,57
autres <i>Eumeta</i>	0,68 à 0,78.

La position de l'épiphyse sur le tibia (indice tibial, selon CHAPMAN, égal ici à 0,83 et 0,77) sans valeur discriminative.

Coupe des ailes antérieures du paratype (élément difficile à apprécier sur l'holotype) à peu près comme chez *Eumeta rougeoti*, mais à côte un peu plus courbe dans la région apicale; apex net et bord externe presque rectiligne. Largeur relative de l'aile $\frac{CD}{AB}$, telle

qu'elle est définie par ailleurs (J. BOURGOGNE, 1955 et 1965) égale respectivement à 0,53 et 0,51. Coupe des ailes postérieures sensiblement comme chez *cervina*. Coloration typique du genre, brun rou-

geâtre assez clair aux antérieures avec une partie des nervures très chargée de brun noir; les aires blanches semblent manquer, comme chez *rotunda*.

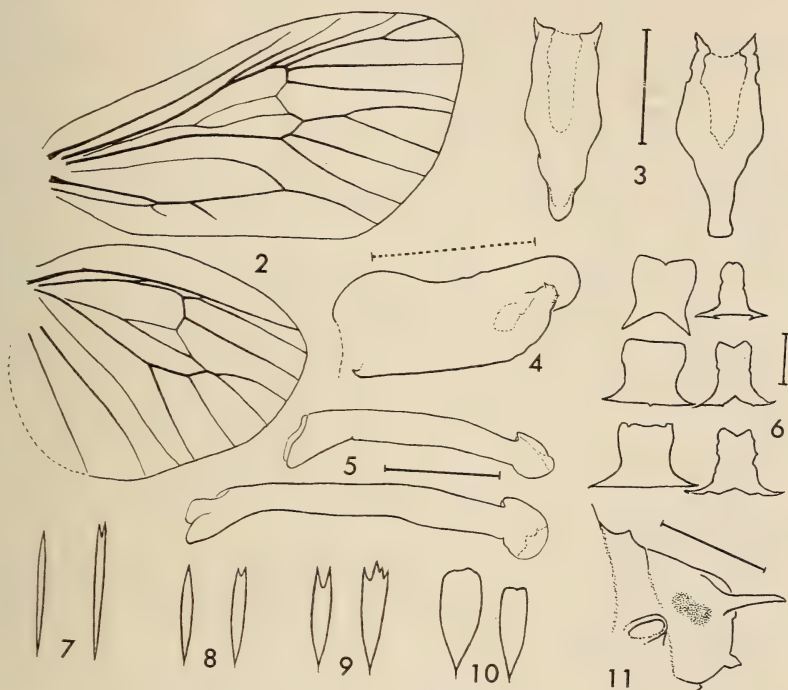


FIG. 2 à 11.

Eumeta mercieri n. sp.

2, nervulation. — 3, vinculum; à gauche, holotype; à droite, paratype. — 4, valve droite, face ventrale, plus grossie (épines et soies non représentées). — 5, pénis, à la même échelle que la figure 3; en haut, holotype; en bas, à titre de comparaison, pénis d'*Eumeta hardenbergi* (Mozambique). — 6, sclérites pré-génitaux des urites 6 à 8 (de bas en haut), les sternites à gauche. — 7 à 9, écailles très grossies de l'aile antérieure; 7, région proximale de l'aile (cellule discoidale); 8, région distale; 9, nervures noires. — 10, écailles, à la même échelle, de la région distale de l'aile antérieure d'*Eumeta hardenbergi* (à gauche) et *rougeoti* (à droite). — 11, tête et prothorax de la femelle, de profil, montrant l'apophyse céphalique droite, la pointe céphalique ventrale, la tache pigmentaire oculaire et, derrière elle, à gauche, le stigmate prothoracique droit, enfin la courte dent prothoracique dorsale.

Les tirets en trait plein représentent 1 mm; celui en pointillé 0,5 mm.

Écailles de la moitié proximale de l'aile antérieure très étroites, en lancette ou à deux dents courtes (fig. 7); celles de la région dis-

tales plus courtes, moins étroites proportionnellement, dentées ou non (fig. 8); les écailles recouvrant de noir certaines nervures encore un peu plus larges, ayant jusqu'à quatre dents, très pigmentées (fig. 9). Écailles de l'aile postérieure peu différentes, plus étroites en moyenne. Ce type d'écaillage ne se retrouve que chez *Eumeta rotunda*, les autres *Eumeta* présentant tous des écailles différentes, le plus souvent proportionnellement bien plus larges (fig. 10).

Nervulation (fig. 2) typique du genre, mais avec les mêmes particularités spécifiques que chez *Eumeta rotunda*, dont l'énumération (1965, p. 611) convient aussi bien à *mercieri*. À noter spécialement:

À l'aile antérieure, angle formé par 1c et 1b particulièrement aigu; pas de nervure transverse entre 1c et 2; origines de 2 et 3 relativement rapprochées; origine de 11 relativement distale mais moins que chez *rotunda*; partie antérieure de la cellule discoïdale (antérieurement à la media) un peu plus courte que la partie postérieure, ces deux parties (séparées par la media et ses branches) étant de largeur égale ou peu inégale.

À l'aile postérieure, partie postérieure de la cellule beaucoup plus longue que l'antérieure.

Sclérites pré-génitaux (fig. 6) caractéristiques du genre; huitième sternite variable, mais présentant, sur les deux exemplaires, un net étranglement transversal.

Armure génitale semblable à celle des congénères, sauf, d'une part, le vinculum qui est variable et présente un prolongement antérieur bien net assimilable à un saccus (fig. 3); d'autre part, pénis relativement gros, court et recourbé (fig. 5). Renflement de la base de la costa des valves peu développé (fig. 4).

FEMELLE (un seul exemplaire, en médiocre état de conservation) portant sur la tête la paire d'apophyses caractéristiques du genre, presque parallèles entre elles, plus une pointe médiane, ventrale, beaucoup plus courte, vestige probable des pièces buccales (fig. 11). Longueur des apophyses: 0,45 mm; écartement de leurs axes, à la base: 0,70 mm; rapport longueur sur écartement: 0,64. Dent prothoracique médio-dorsale présente mais très courte. Pattes nulles ou presque nulles.

CHENILLE et BIOLOGIE inconnues. Fourreau nymphal semblable à celui d'*Eumeta rotunda* (BOURGOGNE, 1965, fig. 6), c'est-à-dire recouvert longitudinalement de longues tiges grêles parfaitement

rectilignes (Graminées ?) au nombre de 21 à 25, l'ensemble étant tout à fait cylindrique. Dimensions, revêtement compris, 40-48 mm de long sur 7 mm de diamètre (3 ♂, 1 ♀); certains exemplaires (vraisemblablement ♀) atteignent 65 sur 9,5 mm. Les matériaux du fourreau suggèrent que *mercieri* doit vivre, comme *rotunda*, parmi des plantes herbacées, contrairement aux autres espèces qui sont arboricoles.

POSITION SYSTÉMATIQUE. Cette Psychide nouvelle se place parfaitement dans le genre *Eumeta* Walker, dont cinq espèces éthiopiennes étaient déjà connues: *cervina* Druce, *hardenbergi* Bourgogne, *strandi* Bourgogne, *rougeoti* Bourgogne et *rotunda* Bourgogne. Celles-ci forment deux groupes distincts: un groupe A, très homogène, comprenant les quatre premières et un groupe B représenté par *rotunda* seul. D'assez nombreux détails de la morphologie du mâle et la structure du fourreau conduisent à ranger *mercieri* dans le groupe B, où il peut être considéré comme un terme de passage entre le groupe A et *rotunda*.

Par rapport aux quatre espèces du groupe A, il peut être caractérisé ainsi: taille particulièrement petite, antennes du mâle proportionnellement plus longues, nombre d'articles antennaires élevé, épiphyse plus courte, écailles alaires différentes, plus étroites, aile antérieure à nervures 2 et 3 très rapprochées entre elles et forme de la cellule différente, vinculum et pénis un peu différents; apophyses céphaliques de la femelle spécialement longues et fines et dent prothoracique extrêmement réduite; matériaux et proportions du fourreau différents (tiges grêles au lieu de grosses tiges très ligneuses).

Se rapproche de *rotunda* notamment par la taille, la longueur relative des antennes, la forme des écailles alaires, l'ensemble des détails de la nervulation (notamment forme et division de la cellule des quatre ailes), la forme du huitième sternite abdominal et du pénis, ainsi que par un fourreau semblable. Se distingue de *rotunda* par les ailes antérieures plus allongées à apex net et bord externe plus oblique et non arrondi, les ailes postérieures moins larges et non arrondies, et surtout par la présence d'une épiphyse (absente chez *rotunda*).

Ces caractères devront être confirmés par l'étude d'un matériel plus abondant (surtout pour la femelle); ils suffisent cependant pour montrer, une fois de plus, que la systématique ne peut être basée

sur un unique caractère, mais sur un ensemble: d'après les anciens principes de systématique des *Psychidae*, la présence d'une épiphyse — particularité considérée alors comme ayant une valeur générique — aurait fait classer *mercieri* dans le groupe A, alors que l'ensemble de ses caractères montre son affinité plus grande avec *Eumeta rotunda*. L'emploi en systématique d'un « caractère clé », unique, peut être fort commode, mais conduit souvent à un groupement artificiel.

Holotype (♂): Cucumbi (région de Cacolo), Lunda, Angola, *e pupa* 8-VIII-1960, E. MERCIER leg. — Allotype (♀): id., 1959 (en alcool, étiqueté « AFA [morte]: 24-XII-59 »). — Paratype (1 ♂): id., *e pupa* 12-VIII-1960. — Muséum nat. d'Histoire naturelle, Paris.

Espèce dédiée au Père Emmanuel MERCIER, missionnaire en Angola, qui a réalisé avec une longue persévérance des élevages de *Psychidae* dans des conditions difficiles et obtenu de nombreux résultats intéressants, dont l'éclosion de plusieurs espèces encore inconnues. Qu'il soit ici très vivement remercié de son concours précieux.

SUMMARY

Description of a new *Eumeta* (*Lepidoptera Psychidae*), discovered in Angola by R.P. E. MERCIER.

It must be placed beside the neighbouring species *Eumeta rotunda* Bourgogne with which it composes a group distinct from the very homogeneous whole, constituted by the four other Ethiopian *Eumeta* known untill now.

Case similar to that of *rotunda*. Biology unknown.

ZUSAMMENFASSUNG

Beschreibung einer neuen *Eumeta* (*Lepidoptera Psychidae*) aus Angola, entdeckt von R.P. E. MERCIER.

Diese Art ist bei der nahestehenden *Eumeta rotunda* BOURGOGNE einzureihen, mit der sie eine gut charakterisierte Gruppe bildet, die sich von der durch die übrigen vier bekannten äthiopischen

Eumeta-Arten gebildeten sehr homogenen Gruppe deutlich unterscheidet.

Sack ähnlich demjenigen von *E. rotunda*. Biologie unbekannt.

TRAVAUX CITÉS

- BOURGOGNE, J. 1955. *Révision des espèces africaines du genre Eumeta Walker (Clania auct.) (Lepidoptera: Psychidae)*. Trans. ent. Soc. London 107: 125-138.
- 1965. *Un Eumeta nouveau de l'Afrique occidentale [Lep. Psychidae]*. Ann. Soc. ent. France (N.S.) 1: 609-614.
- ENTWISTLE, P. F. 1963. *Observations on the morphology of some adult females and immature stages of four species of Psychidae (Lepidoptera) on Theobroma cacao L. in Western Nigeria*. Proc. ent. Soc. London (B) 32: 72-80.
-



Le problème des formes orange chez *Zygaena ephialtes* (L.)

par

Paul BOVEY

Institut d'Entomologie de l'Ecole polytechnique fédérale, Zurich.

Avec 1 planche en couleurs hors texte.

A mon ancien maître, collègue et ami, le professeur J. Seiler, à l'occasion de son 80^e anniversaire, en témoignage de reconnaissance et en souvenir de six années de bon voisinage à l'Ecole polytechnique fédérale (1950-1956).

1. INTRODUCTION

Dans deux brèves notes (BOVEY, 1942 et 1948), nous avons exposé les résultats préliminaires des croisements interraciaux qui nous avaient conduit à postuler un déterminisme génétique à l'occurrence de formes orange chez *Zygaena ephialtes*.

Au moment de la publication de la seconde note (1948), seule une fraction de la descendance des croisements réalisés était parvenue à l'état adulte et nous n'avions donné qu'un aperçu très général sur la proportion des papillons des trois types de coloration obtenus jusqu'alors, en précisant que les résultats détaillés paraîtraient « dans une publication ultérieure ».

Les tâches d'enseignement qui nous furent confiées dès 1950 à l'Ecole polytechnique fédérale et l'orientation des recherches dans laquelle s'engagea notre Institut nous conduisirent, faute de temps,

à abandonner les études génétiques que nous avions poursuivies à Lausanne dès 1931, principalement durant nos heures de loisirs.

Des possibilités nouvelles ayant permis la reprise de ces recherches, nous sommes amené à publier, après plus de dix années, les résultats des expériences conduites dès 1942 en vue de préciser le déterminisme de la coloration orange chez *Z. ephialtes*.

Il nous est agréable de rappeler ici que l'étude de cette intéressante espèce, qui fit l'objet de notre thèse de doctorat (BOVEY, 1941) conduite sous sa direction, nous a été suggérée par notre collègue et ami, le professeur R. Matthey, directeur de l'Institut de zoologie de l'Université de Lausanne.

Nous le remercions du constant intérêt qu'il a porté à ces recherches et de l'aide précieuse qu'il nous a prêtée en prenant soin, à plusieurs reprises de 1940-45 durant nos périodes militaires, de certains des élevages qui font l'objet de ce travail. Pour de semblables services, notre frère, René Bovey, docteur ès sciences, a également droit à notre reconnaissance.

Plusieurs entomologistes étrangers nous ont procuré quelques-unes des souches utilisées dans cette étude et nous tenons à remercier tout particulièrement notre collègue et ami, le Dr Eric Kirshberg, de Koblenz, M. Otto Muhr, de Vienne, et à adresser une pensée de reconnaissance à la mémoire de M. L. Le Charles (Paris).

La publication de la planche en couleurs qui illustre ce travail est due à la générosité de la fondation Robert Biedermann-Mantel.

2. LES FORMES ORANGE AU SEIN DU LINNEON *Z. EPHIALTES*

Zygaena ephialtes (Linné) est sans conteste l'une des espèces les plus remarquablement polymorphes du grand genre dont elle fait partie ¹.

Dans sa vaste aire de répartition qui s'étend de la côte atlantique de la France jusqu'à la Sibérie occidentale (gouv. de Tomsk) (HOLIK und SHELJUZHKO, 1958), du 56^e degré de latitude nord

¹ A l'exemple d'ALBERTI (1958), nous maintenons notre espèce dans le grand genre *Zygaena* que FORSTER et WOHLFARTH (1960) ont récemment fragmenté sans raisons suffisantes, ne laissant subsister dans l'ancien genre que l'espèce type *filipendulae* (L.).

jusqu'aux rivages de la Méditerranée, l'espèce est représentée par douze formes principales que relient une série d'intermédiaires et auxquelles on a rattaché des aberrations secondaires plus ou moins caractérisées.

Les douze formes se distinguent facilement les unes des autres par la nature et la répartition sur les ailes d'un pigment coloré, rouge ou jaune, qui caractérise également l'anneau du 5^e segment abdominal.

Chez les formes éphialtoïdes, le pigment coloré est localisé sur les taches basilaires de l'aile antérieure, tandis que chez les formes peucédanoïdes il envahit toutes les taches de l'aile antérieure et la surface presque complète de l'aile postérieure, n'y laissant subsister qu'une étroite bande marginale noire.

Ces douze formes principales constituent ainsi quatre groupes parallèles deux à deux, la différenciation au sein de chaque groupe reposant sur le nombre des taches des ailes antérieures et postérieures. Elles sont énumérées dans le tableau I (page 198) qui situe également les formes orange par rapport à elles. (Voir également BOVEY, 1941, pages 10 et suivantes).

Après avoir repris, dès 1931 et sur une base plus large, les expériences préliminaires de BURGEFF (1921) qui le premier fit connaître la nature génétique de cette variabilité, nous avons montré, à la suite d'une série de croisements réalisés à partir de souches peucédanoïdes rouges du pied du Jura vaudois (Chésérèx et Promenthoux), éphialtoïdes rouges de Martigny (Valais) et éphialtoïdes jaunes de Fischamend près de Vienne (Autriche), que les caractères distinctifs de ces quatre groupes de formes devaient être interprétés selon le schéma du dihybridisme, le type peucédanoïde (PP) dominant le type éphialtoïde (pp), le type rouge (RR) dominant le type jaune (rr) (BOVEY, 1941).

Nous avons par ailleurs reconnu que le caractère *bipunctata* (deux points blancs sur l'aile postérieure) domine *unipunctata*. Par contre, le mécanisme de la transmission des caractères *sex-et-quinque-maculata* (six ou cinq taches sur l'aile antérieure) ne put être précisé bien que l'effet d'une sélection génétique ait été manifestement mis en évidence dans plusieurs croisements.

Le point caractéristique de l'aile postérieure des formes éphialtoïdes subsiste chez les formes peucédanoïdes, normalement masqué par le pigment rouge ou jaune qui envahit son emplacement, mais

bien visible par transparence. Il réapparaît nettement chez les formes intermédiaires entre les peucédanoïdes et éphialtoïdes typiques (ab. *günneri* Hirschke, *metzgeri* Hirschke, *nigroictERICA* Holik et *nigroaECUS* Burgeff.), lorsque le pigment mélanique réenvahit à partir de sa bordure la surface de l'aile postérieure (v. BOVEY, 1941; pl. I, fig. 13, 14, 16, 17, 28, 29, 34, 35 et 40).

Par croisement de formes peucédanoïdes *unipunctata* avec des formes éphialtoïdes *bipunctata*, nous avons réalisé la synthèse de formes peucédanoïdes *bipunctata* qui n'ont jamais été signalées dans la nature, ce qui trouve son explication dans le fait que les formes éphialtoïdes porteuses du gène dominant *bipunctata* (B) (f. *sophiae*, *aemilii*, *flavobipunctata* et *wutzdorffi*) y sont assez rares et en général isolées géographiquement des formes peucédanoïdes. Mais, potentiellement, à chaque forme peucédanoïde *unipunctata* décrite peut correspondre une forme peucédanoïde *bipunctata*¹.

Bien que nous ayons manifestement affaire chez cette espèce à un cas de variabilité discontinue, les formes caractéristiques de ces quatre groupes sont cependant reliées par des formes intermédiaires qui ont été décrites et nommées. Les ab. rouges *günneri* Hirschke, *metzgeri* Hirschke, et jaunes *nigroictERICA* Holik et *nigroaECUS* Burgeff, intermédiaires entre les types éphialtoïde et peucédanoïde, sont caractérisées, par rapport à ce dernier, par une régression du pigment coloré vers la base de l'aile postérieure et par des taches 4 à 6 de l'aile antérieure plus ou moins mêlées d'écailles blanches.

Si des f. *günneri* et *metzgeri* peuvent apparaître comme modifications, assez rares d'ailleurs, au sein de populations peucédanoïdes rouges pures², ces formes intermédiaires ont surtout été observées au sein de populations mélangées, dans les zones de contact des complexes nordique peucédanoïde et méridional éphialtoïde. Leurs caractères relèvent alors de leur hétérozygotie (Pp), ce que BURGEFF (1924) notait déjà avec pertinence, après avoir observé que

¹ Du fait qu'elles n'ont jamais été observées dans la nature, il nous a paru superflu de les nommer. Il suffit de les caractériser en recourant à la nomenclature de VORBRÖDT (1914) qui consiste à faire suivre le nom de la forme correspondante du terme *bipunctata*. Deux f. *athamanthae-bipunctata* et une f. *peucedani-bipunctata* sont reproduites fig. 37 à 39 de la planche en couleurs de ma thèse.

² On ne connaît pas de populations peucédanoïdes jaunes pures (v. BOVEY, 1941, pp. 80-81).

si elles se reliaient graduellement au type peucedanoïde, il y avait un hiatus entre elles et le type éphialtoïde correspondant ¹.

Beaucoup moins fréquemment sont apparues, au sein de quelques populations mélangées, des formes intermédiaires entre les types rouges et jaunes, caractérisées par une coloration orange reconnaissable dès l'éclosion ².

OCHSENHEIMER (1808) est sans doute le premier auteur qui ait signalé chez *Z. ephialtes* l'occurrence de la coloration orange. A la page 75 du volume II de son classique ouvrage « Die Schmetterlinge von Europa », il écrit à propos de *Z. peucedani* ³: « Ein Weib der *Z. peucedani* das ich besitze hat orange-gelbe Hinterflügel, die Flecken der vorderen, die an der Wurzel ausgenommen, sind fleischfarben. »

Mais il faut attendre près d'un siècle pour qu'à la suite d'observations plus abondantes sur l'apparition de formes typiquement orange au sein de quelques populations d'Europe centrale, on s'avise de les décrire et de les nommer.

En 1903, le lépidoptériste autrichien HIRSCHKE décrit dans une brève note, sous le nom d'ab. *aurantiaca*, la forme peucedanoïde orange qu'il observait depuis plusieurs années dans diverses stations du massif de l'Hochschwab en Styrie (Autriche).

Cette désignation concernait aussi bien les formes à 5 qu'à 6 taches, les premières étant les plus abondantes. Deux ans plus tard, il parut opportun de séparer les deux formes. Le nom d'*aurantiaca* restant réservé à la f. *5-maculata*, HIRSCHKE (1905) proposa de désigner la f. *6-maculata* sous le nom d'ab. *prinzi*.

Les formes éphialtoïdes orange apparaissent moins frappantes en raison de la localisation restreinte du pigment coloré. Les deux

¹ « Sie gehören deshalb mehr dem peucedanoiden Typus an und sind wahrscheinlich nicht anderes als Heterozygote (Pp Tiere), bei denen eine unvollkommene Dominanz des Ausdehnungsfaktors, resp. ein intermediäres Verhalten bezüglich dieses Merkmales vorliegt » (BURGEFF, 1921), ce que nos croisements antérieurs ont confirmé (BOVEY, 1941, pp. 39 et 40).

² Au cours de la vie imaginale, la coloration rouge peut s'atténuer sous l'influence de facteurs abiotiques et tendre vers l'orange (KITT, 1912). Ces pseudo-aberrations ne doivent pas être confondues avec les vraies formes orange. A ce propos, HOLIK (1908) relève que l'on trouve souvent dans les collections de ces pseudo-aberrations figurant sous les noms des aberrations orange.

³ OCHSENHEIMER, qui avait nettement reconnu la parenté spécifique des f. rouges et jaunes, maintenait encore dans deux espèces, *Z. peucedani* (Esp.) et *Z. ephialtes* (L.), les formes peucedanoïdes et éphialtoïdes.

formes *unipunctata* ont été observées dans quelques populations mélangées et décrites sous les noms d'ab. *pseudocoronillae* Holik et d'ab. *pseudotrigonellae* Burgeff. Au cours des croisements qui font l'objet de ce travail, j'ai réalisé la synthèse des deux formes *bipunctata* correspondantes que j'ai décrites dans une courte note (BOVEY, 1950) et nommées f. *mattheyi* et f. *burgeffi*.

Le tableau I, extrait de cette note, situe ces six formes orange par rapport aux douze formes principales rouges et jaunes.

TABLEAU I

Formes	rouges	orange	jaunes
Peucedanoïdes 6-maculata 5-maculata	<i>peucedani</i> ESP. <i>athamanthae</i> ESP.	prinzi HIRSCHKE aurantiaca HIRSCHKE	<i>icterica</i> LED. <i>aeacus</i> ESP.
Ephialtoïdes 6-maculata- unipunctata 5-maculata- unipunctata	<i>ephialtes</i> L. <i>medusa</i> PALL.	pseudocoronillae HOL. pseudotrigonellae BGFF.	<i>coronillae</i> ESP. <i>trigonellae</i> ESP.
6-maculata- bipunctata 5-maculata- bipunctata	<i>sophiae</i> FAVRE <i>aemilii</i> FAVRE	mattheyi BOVEY burgeffi BOVEY	<i>flavobipunctata</i> FAVRE <i>wutzdorffi</i> HIRSCHKE

Comme nous l'avons relevé plus haut, les formes orange n'apparaissent, toujours en petit nombre, qu'au sein de quelques populations mélangées. Nous préciserons leur répartition géographique après l'exposé de la partie expérimentale de ces recherches dont les résultats expliquent précisément les raisons de leur étroite localisation ¹.

¹ En 1959, un lépidoptériste amateur polonais, ANTONI DRYJA †, a publié les résultats de recherches génétiques qu'il a poursuivies durant trente-deux années (1910-1942) dans l'ignorance complète des premiers travaux de BURGEFF (1921) et des nôtres (1931-1948). Il a effectué de nombreux croisements entre individus de populations et races différentes et obtenu également des formes orange. Ses résultats sont dans l'ensemble une confirmation des nôtres, mais sur certains points de détail, ses interprétations demanderaient à être revues d'après l'examen de son matériel. Son volumineux mémoire, publié en polonais, avec bref résumé en anglais, témoigne d'un énorme travail, mais certains de ses résultats, non soumis à une analyse statistique, sont présentés sous une forme qui en rend l'étude difficile.

3. RECHERCHES PERSONNELLES

3.1. ORIGINE DES CES RECHERCHES.

C'est de façon toute fortuite que nous avons été amené à nous intéresser au problème du déterminisme de la coloration orange chez *Z. ephialtes*.

Dans les croisements qui firent l'objet de notre précédente étude (BOVEY, 1941), tous les hétérozygotes (Rr), issus de croisements entre les formes peucedanoïdes rouges du pied du Jura vaudois ou éphialtoïdes rouges de Martigny et les formes éphialtoïdes jaunes de Fischamend près de Vienne, accusèrent une dominance complète et constante du gène rouge. On pouvait en déduire, ce que nous fîmes, que la coloration jaune se trouvait conditionnée dans l'ensemble de l'aire par un seul gène à l'état homozygote, puisque récessif.

Désireux de vérifier si les résultats obtenus jusqu'alors seraient confirmés avec des souches de provenances différentes, nous effectuâmes le 27 juillet 1939 le croisement :

♀ *f. peucedani* (Berlin) × ♂ *f. coronillae* (Branson p. Martigny).

Si cet élevage n° 102, auquel de nombreuses absences ne nous permirent pas de vouer tous nos soins, ne nous donna en 1940 et 1941 que douze papillons, le résultat obtenu nous causa une vive surprise. Au lieu de voir apparaître 100% de f. rouges, nous obtînmes 3 ♀♀ et 3 ♂♂ conformes aux prévisions et 4 ♀♀ et 2 ♂♂ d'une belle teinte orangée, correspondant aux f. typiques *prinzi* et *aurantiaca*. Malheureusement, toutes nos tentatives de croisements à partir de ces individus furent vouées à l'insuccès.

En raison du grand intérêt de ces résultats inattendus, que nous crûmes devoir attribuer à l'origine nordique du parent peucedanoïde rouge (ssp. *borealis* Bgff), nous cherchâmes à renouveler cette expérience avec des souches nouvelles de même origine.

Avec le désir de reconstituer l'une d'elles (éphialtoïde jaune), nous nous rendîmes le 27 juin 1942, en compagnie du professeur

Matthey, dans la station de Branson (Valais) d'où provenait la ♀ f. *coronillae* de l'élevage 102.

Notre visite coïncidait avec le début de la période de vol de *Z. ephialtes* et quelle ne fut pas notre surprise d'y observer, à côté des formes éphialtoïdes rouges et jaunes caractéristiques de cette population (FAVRE, 1899; VORBRODT u. MUELLER-RUTZ, 1914) de belles formes orange *pseudocoronillae* et *pseudotrigonellae* fraîchement écloses qui n'avaient encore jamais été signalées en Suisse. Nous y capturâmes, à côté d'individus rouges et jaunes, 3 ♀♀ et 2 ♂♂ orange.

Une nouvelle visite, le 8 juillet, permit de capturer encore une ♀ orange, bien que le vol ait été moins intense.

La descendance des ♀♀ rouges, orange et jaunes capturées dans cette intéressante station nous fournit de précieuses indications, en même temps qu'elle constitua les souches utilisées pour des croisements ultérieurs.

En 1943, en dépit des difficultés de l'époque, nous eûmes la bonne fortune de pouvoir nous procurer de Silésie quelques cocons de peucedanoïdes rouges de la ssp. *borealis*. Avec trois femelles (f. *peucedani*) issues de ces cocons, nous avons pu réaliser à nouveau l'expérience de l'élevage 102 en les croisant avec trois mâles éphialtoïdes jaunes (un *coronillae* et deux *trigonellae*), ce qui fut fait dans la station même de Branson le 23 juillet.

Comme dans le cas précédent, et pour les mêmes raisons, nous ne pûmes vouer tous nos soins à l'élevage de ces trois croisements (nos 112, 113, 114) dont les résultats furent numériquement faibles, mais néanmoins forts intéressants, car semblables à ceux de l'élevage 102. Conformément aux prévisions, tous les descendants de la F_1 étaient peucedanoïdes, mais représentés en proportion assez égale par des individus rouges et orange.

Ces résultats inattendus sont à l'origine des expériences que nous avons conduites jusqu'en 1950 et qui nous ont permis de préciser le déterminisme de cette phase orange chez *Z. ephialtes*.

3.2. RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

Nous résumons dans le tableau II, emprunté à notre note préliminaire (BOVEY, 1948), les résultats des quatre croisements susmentionnés.

TABLEAU II

Elevage n°	Parents	f. peucedanoïdes		χ^2
		rouges	orange	
102	♀ f. <i>peucedani</i> de Berlin × ♂ f. <i>coronillae</i> de Branson (29.7.39)	3 ♂ 3 ♀	2 ♂ 4 ♀	0
112	♀ f. <i>peucedani</i> de Silésie × ♂ f. <i>coronillae</i> de Branson (20.7.43)	— 2 ♀	1 ♂ 1 ♀	0
113	♀ f. <i>peucedani</i> de Silésie × ♂ f. <i>trigonellae</i> de Branson (20.7.43)	9 ♂ 5 ♀	5 ♂ 8 ♀	0,037
114	♀ f. <i>peucedani</i> de Silésie × ♂ f. <i>coronillae</i> de Branson (23.7.43)	4 ♂ 3 ♀	2 ♂ 2 ♀	0,818
	Total	16 ♂ 13 ♀ 29	10 ♂ 15 ♀ 25	0,296
	Proportion théorique pour 1 : 1	27	27	

Ces chiffres se passent de longs commentaires. Ils caractérisent avec une remarquable approximation ($\chi^2_{1; 0,05} = 3,841$)¹ un croisement homo- hétérozygote et le fait que des formes orange soient apparues dans les quatre élevages atteste que le gène responsable de cette coloration devait se trouver fort répandu dans l'une des deux populations.

Mais dans laquelle se trouvait-il et comment expliquer l'occurrence de cette coloration orange ?

Trois hypothèses viennent à l'esprit.

¹ Pour les lecteurs qui ne sont pas familiarisés avec les méthodes statistiques et les tests de conformité, le critère du χ^2 (chi carré) ou critère de Pearson, qui rend de grands services dans la vérification expérimentale des lois mendéliennes, permet de juger si une distribution observée diffère ou non de façon significative de la distribution théorique. Pour caractériser la divergence entre les deux distributions on considère pour chaque classe l'écart quadratique réduit $(a - \alpha)^2$ où a est la fréquence absolue observée et α la fréquence absolue théorique. La somme des écarts quadratiques réduits pour l'ensemble des classes des deux distributions définit le paramètre χ^2 . $\left(\chi^2 = \sum \frac{(a_i - \alpha_i)^2}{\alpha_i} \right)$.

Si la valeur obtenue pour χ^2 est inférieure à celle qui correspond, dans la table de Pearson, à la limite de sécurité $P = 0,05$, pour le degré de liberté considéré (dans la plupart des cas examinés ici 1 ou 2) les différences observées peuvent être imputées au hasard. Les deux distributions ne diffèrent pas significativement. On peut admettre, avec un degré de certitude de 95%, que les fréquences observées sont conformes aux proportions mendéliennes.

Dans le cas contraire, il y a lieu de suspecter un désaccord entre les données expérimentales et l'hypothèse à tester.

La première consistait à admettre pour les trois types de coloration une série d'allélomorphes multiples telle que rouge domine orange qui domine jaune. Dans ces conditions, il fallait attribuer au parent peucédanoïde rouge de Berlin ou de Silésie la constitution hétérozygote. Nos résultats expérimentaux infirment cette hypothèse qu'un fait d'observation, à savoir l'absence totale de formes orange dans les populations peucédanoïdes du nord de l'Allemagne, rendait d'ailleurs invraisemblable. Une seconde hypothèse postulant l'existence de deux allélomorphes pour le rouge, l'un donnant avec le jaune récessif un hybride orange, l'autre un hybride rouge, ne résiste pas davantage à l'expérimentation. La découverte de formes orange dans la population mélangée de Branson nous conduisait d'ailleurs tout naturellement à voir dans le parent éphialtoïde jaune qui en provenait l'hétérozygote responsable de la double descendance des élevages 102, 112, 113 et 114.

Durant huit années consécutives, nous avons effectué une série de croisements de contrôle dont les résultats mettent en évidence l'existence de deux allélomorphes pour la coloration jaune, un gène fort et un gène faible, que nous avons désignés par les symboles r^J et r^j . Une série allélomorphique R, r^J, r^j conditionne ainsi les trois types de coloration. Rr^J donne un hybride orange, Rr^j un hybride rouge, les trois génotypes r^Jr^J, r^Jr^j et r^jr^j étant phénotypiquement identiques quant à l'aspect de la coloration.

Le matériel de départ des croisements de contrôle réalisés au cours de ces recherches a été constitué par la descendance des élevages cités (El. 112, 113 et 114) et par celle de 4 ♀♀ éphialtoïdes orange (El. 107 et 109), rouge (El. 108) et jaune (El. 110) capturées dans la station de Branson.

Ceux de ces croisements réalisés entre les formes peucédanoïdes et éphialtoïdes ont confirmé nos résultats antérieurs en ce qui concerne la ségrégation indépendante des gènes P et p , d'une part, et des gènes de coloration, d'autre part. Ils ne sont pas liés au sexe, donc localisés dans deux paires d'autosomes.

Dans l'exposé des résultats expérimentaux sur lesquels nous basons la conclusion formulée ci-dessus, nous nous bornerons donc à ne considérer que les types de coloration qui seuls nous intéressent ici.

Nous exposerons successivement les résultats des diverses combinaisons de croisements que nous avons pu réaliser.

3.2.4. Croisements *f. orange* × *f. orange*.

Si les formes orange correspondent à la formule Rr^J , les croisements de ce type, conformes au schéma suivant :

$\begin{smallmatrix} \nearrow & \delta \\ \searrow & \sigma \end{smallmatrix}$	R	r^J
R	RR rouges	Rr^J orange
r^J	Rr^J orange	r^Jr^J jaunes

doivent donner une descendance composée de formes rouges, orange et jaunes dans la proportion 1:2:1, les formes rouges et jaunes étant homozygotes, ces dernières du type fort.

Les résultats de neuf croisements réalisés de 1944 à 1949 sont résumés dans le tableau III. Pour chaque élevage, nous faisons figurer: en chiffres gras, la fréquence absolue observée de chaque type, en chiffres ordinaires entre parenthèses, la fréquence théorique et dans la colonne de droite la valeur correspondante de χ^2 .

TABLEAU III
Croisements f. orange × *f. orange*

Elevage n°	Origine de l'élevage	Accouplement du	Descendance				χ^2 ($\chi^2_{2;0,05}$ = 5.991)
			totale	rouge	orange	jaune	
118	♀ peuc. orange 113 × ♂ éph. orange 107	21.6.44	75	19 (18.75)	39 (37.5)	17 (18.75)	0.226
121	♀ peuc. orange 113 × ♂ éph. orange 112	20.6.44	8	0 (2)	5 (4)	3 (2)	2.750
124	♀ éph. orange 118 × ♂ éph. orange 118	11.6.45	68	13 (17)	31 (34)	24 (17)	4.087
125	♀ éph. orange 116 × ♂ peuc. orange 113	10.6.45	50	15 (12.5)	23 (25)	12 (12.5)	0.680
127	♀ éph. orange 116 × ♂ éph. orange 116	11.6.45	30	7 (7.5)	16 (15)	7 (7.5)	0.133
135	♀ éph. orange 130 × ♂ éph. orange 130	3.6.46	23	4 (5.75)	14 (11.5)	5 (5.75)	1.173
147	♀ éph. orange 142 × ♂ éph. orange 142	22.5.48	19	7 (4.75)	7 (9.5)	5 (4.75)	1.736
158	♀ éph. orange 151 × ♂ peuc. orange 151	19.6.49	104	25 (26)	54 (52)	25 (26)	0.154
159	♀ peuc. orange 159 × ♂ peuc. orange 159	21.6.49	27	9 (6.75)	16 (13.5)	2 (6.75)	4.555
—	Total	—	404	99 (101)	205 (202)	100 (101)	0.094

Avec une satisfaisante approximation, les résultats de ces neuf élevages sont conformes aux prévisions théoriques et, pour le total, il y a une très remarquable conformité entre les deux distributions.

3.2.2. Croisements *f. orange* \times *f. jaune*.

Suivant que le parent jaune est un homozygote fort, un homozygote faible ou un hétérozygote, il y a dans cette catégorie trois possibilités dont deux ont pu être réalisées dans nos élevages.

a) *f. orange* \times *f. jaune fort*

Comme nous venons de le voir, l'élevage *f. orange* \times *f. orange* permet de reconstituer le génotype jaune fort ($r^J r^J$) qui croisé avec une *f. orange* doit donner 50% de *f. orange* et 50% de *f. jaune fort*.

Le seul élevage réalisé (n° 128 v. tableau IV) a donné des résultats remarquablement conformes à ces prévisions ($\chi^2 = 0,016$ p. $\chi^2_{1;0.05} = 3,841$).

TABLEAU IV

Croisements f. orange \times *f. jaune*

Elevage n°	Origine de l'élevage	Accouplement du	Descendance				χ^2
			totale	rouge	orange	jaune	
128	a) <i>f. orange</i> \times <i>f. jaune fort</i>						($\chi^2_{1;0.05} = 3.841$)
	♀ éph. orange 116 \times ♂ éph. jaune fort 118	7.6.45	63	—	32 (31.5)	31 (31.5)	0.016
129	b) <i>f. orange</i> \times <i>f. jaune hétérozygote</i>						($\chi^2_{2;0.05} = 5.991$)
	♀ éph. jaune 115 ¹ ♂ peuc. orange 118	10.6.45	68	18 (17)	14 (17)	36 (34)	0.705
130	♀ éph. jaune 115 ¹ \times ♂ éph. orange 117	7.6.45	76	20 (19)	18 (19)	38 (38)	0.105

¹ L'élevage 115 est issu d'un croisement ♀ éph. jaune \times ♂ éph. rouge dont la descendance comprenait les trois phases de coloration, attestant ainsi l'hétérozygotie des deux parents (♀ $r^J r^j \times$ ♂ Rr^j) et celle de la moitié des descendants jaunes.

b) *f. orange* \times *f. jaune hétérozygote*

Les deux croisements de cette série (n^{os} 129 et 130, v. tableau IV) sont particulièrement démonstratifs en ce que l'hétérozygotie du parent jaune est mise en évidence par l'apparition des trois phases de coloration.

Selon le schéma suivant :

$\begin{array}{c} \searrow \\ \text{♀} \end{array}$ $\begin{array}{c} \nearrow \\ \text{♂} \end{array}$	R	r^J
r^J	Rr^J orange	r^Jr^J jaune
r^j	Rr^j rouge	r^jr^j jaune

ces croisements devaient donner des formes rouges, orange et jaunes dans la proportion 1 : 1 : 2, rouge étant hétérozygote et jaune représenté par 50% de génotypes forts et 50% d'hétérozygotes. Il y a dans chaque cas étroite conformité entre les deux distributions.

3.2.3. *Croisements f. orange* \times *f. rouge*.

Deux possibilités, l'une et l'autre vérifiées, se présentent suivant que le parent rouge est homo- (RR) ou hétérozygote (Rr^j).

a) *f. orange* \times *f. rouge homozygote*

Ce croisement $Rr^j \times RR$ doit donner 50% de formes rouges homozygotes RR et 50% de formes orange Rr^j . Deux de nos élevages (n^{os} 116 et 122, v. tableau V) donnent des résultats conformes à ces prévisions, dans chaque cas avec une remarquable approximation.

b) *f. orange* \times *f. rouge hétérozygote*

L'hétérozygotie des deux parents se traduit ici par l'apparition dans la descendance des trois types de coloration, rouge, orange et jaune dans la proportion 2 : 1 : 1 selon le schéma suivant :

$\begin{array}{c} \nearrow \delta (\varphi) \\ \searrow \varphi (\delta) \end{array}$	R	r ^J
R	RR rouge	Rr ^J orange
rj	Rr ^J rouge	r ^J r ^J jaune

d'où l'on voit que les formes rouges comprennent 50% d'homozygotes et 50% d'hétérozygotes et que tous les jaunes sont hétérozygotes.

TABLEAU V
Croisements f. orange × f. rouge

Élevage n°	Origine de l'élevage	Accouplement du	Descendance				χ ²
			totale	rouge	orange	jaune	
116	a) <i>f. orange × f. rouge homozygote</i>						(χ _{1; 0.05} ² = 3.841)
122	♀ éph. rouge 109 × ♂ orange 107	16.6.44	33	20 (16.5)	13 (16.5)	—	1.484
	♀ éph. rouge 116 × ♂ éph. orange 116	4.6.45	70	32 (35)	38 (35)	—	0.514
117	b) <i>f. orange × f. rouge hétérozygote</i>						(χ _{2; 0.05} ² = 5.991)
119	♀ éph. rouge 109 × ♂ éph. orange 107	13.6.44	49	26 (24.5)	16 (12.25)	7 (12.25)	3.448
120	♀ peuc. rouge 113 × ♂ peuc. orange 113	21.6.44	48	26 (24)	11 (12)	11 (12)	0.332
	♀ éph. orange 110 × ♂ éph. rouge 109	20.6.44	47	26 (23.5)	12 (11.75)	9 (11.75)	0.913

Dans les trois élevages réalisés (nos 117, 119 et 120, v. tableau V) les fréquences observées sont dans chaque cas conformes aux proportions mendéliennes.

3.2.4. *Croisements f. rouge × f. jaune.*

Alors que nos précédentes conclusions (BOVEY, 1941) ne prévoyaient que deux possibilités de croisements de ce type (RR × rr et Rr × rr), l'existence de deux allélomorphes pour le jaune porte à six le nombre de ces combinaisons dont trois seulement ont pu être réalisées dans nos élevages.

a) *f. rouge pure* × *f. jaune fort pure*

Le génotype homozygote jaune fort ($r^J r^J$) reconstitué par le croisement *f. orange* × *f. orange* ($Rr^J \times Rr^J$) où il apparaît dans la proportion de 25% (voir § 3.2.1., p. 203) doit donner avec une forme rouge homozygote une descendance composée exclusivement de formes orange. De 1946 à 1950, nous avons réalisé neuf croisements de ce type qui nous ont donné, conformément aux prévisions, 331 papillons (188 ♂♂, 143 ♀♀) tous orange (v. tableau VI).

TABLEAU VI
Croisements *f. rouge* × *f. jaune*

Elevage n°	Origine de l'élevage	Accouplement du	Descendance			
			totale	rouge	orange	jaune
	a) <i>f. rouge homozygote</i> × <i>f. jaune fort homozygote</i>					
139	♀ eph. rouge 122 × ♂ peuc. jaune 128	9.6.46	8	—	8	—
142	♀ eph. jaune 138 × ♂ eph. rouge 133	11.6.47	40	—	40	—
143	♀ eph. jaune 126 × ♂ eph. rouge 122	19.6.47	13	—	13	—
144	♀ eph. jaune 137 × ♂ eph. rouge Martigny (Valais)	6.7.47	11	—	11	—
148	♀ peuc. jaune 140 × ♂ eph. rouge 133	5.6.48	44	—	44	—
149	♀ peuc. rouge 143 × ♂ eph. jaune 141	7.6.48	39	—	39	—
150	♀ eph. jaune 141 × ♂ peuc. rouge 146	13.6.48	38	—	38	—
151	♀ peuc. jaune 140 × ♂ eph. rouge Branson (Valais)	5.7.48	61	—	61	—
166	♀ peuc. rouge 157 × ♂ eph. jaune 158	11.6.50	77	—	77	—
	Total		331	—	331	—
	b) <i>f. rouge homozygote</i> × <i>f. jaune faible homozygote</i>					
63	♀ eph. jaune Fischamend (Autriche) × ♂ peuc. rouge Promenthoux (Vaud)	17.7.33	104	104	—	—
72	♀ eph. jaune 54 ¹ × ♂ eph. rouge 55 ²	.34	121	121	—	—
167	♀ peuc. rouge 157 ³ × ♂ eph. jaune 154 ¹	14.6.50	27	27	—	—
168	♀ peuc. rouge 157 ³ × ♂ eph. jaune 154 ¹	16.6.50	29	29	—	—
169	♀ eph. jaune 155 ¹ × ♂ peuc. rouge 157 ³	16.6.50	23	23	—	—
	Total		304	304	—	—
	c) <i>f. rouge hétérozygote</i> × <i>f. jaune hétérozygote</i>					
123	♀ peuc. rouge 113 × ♂ peuc. jaune 119	4.6.45	29	8 (7.25) ⁴	12 (7.25) ⁴	9 (14.50) ⁴
	χ ² = 5,276 p. γ _{2; 0.05} ² = 5.991					

¹ Souche jaune faible pur de Fischamend (Autriche).² Souche rouge pur de Martigny (Valais).³ Souche rouge pur de Lardy (S.-et-O.).⁴ Fréq. théorique p. 1: 1: 2.

b) *f. rouge pure* \times *f. jaune faible pure*

Le croisement est celui que nous avons réalisé à plusieurs reprises dans notre première étude (BOVEY, 1941) et qui nous avait conduit à postuler alors la dominance complète du rouge sur le jaune.

Le croisement d'une ♀ éphialtoïde jaune pure (*f. coronillae*) de Fischamend près de Vienne (Autriche) avec un ♂ peucedanoïde rouge pur (*f. peucedani*) de Promenthoux près de Nyon (Vaud, Suisse) (El. n° 63), celui d'une ♀ éphialtoïde jaune pure (*f. coronillae*) avec un ♂ éphialtoïde rouge pur (*f. ephialtes*) de Martigny (Valais, Suisse) (El. n° 72) ont donné une descendance entièrement rouge, composée dans le premier cas de 54 ♂♂ et 50 ♀♀ peucedanoïdes, en raison de la dominance du gène P, et dans le second cas de 66 ♂♂ et 55 ♀♀ éphialtoïdes (v. tableau VI), avec en F₂ la disjonction typique: 3 rouges/1 jaune (voir BOVEY, 1940, pp. 42-52).

En 1950, nous avons à nouveau réalisé trois croisements de ce type en utilisant un parent jaune de même provenance que dans les deux premiers cas, à savoir Fischamend près de Vienne, mais un parent peucedanoïde rouge non plus du pied du Jura vaudois, mais de Lardy près de Paris (Seine-et-Oise).

Ces trois élevages ont donné en 1951 et 1952 des résultats identiques aux précédents, à savoir une descendance entièrement rouge et, pour les raisons rappelées ci-dessus, peucedanoïde (v. tableau VI).

c) *f. rouge hétérozygote* \times *f. jaune hétérozygote*

Un seul croisement de ce type a pu être réalisé entre une ♀ peucedanoïde rouge de l'élevage 113 et un ♂ peucedanoïde jaune de l'élevage 119, auxquels leur origine conférait à chacun une nature hétérozygote pour les types de coloration, Rr^J pour la ♀, r^Jr^J pour le ♂.

Selon le schéma suivant:

♂ \ ♀	R	r ^J
r ^J	Rr ^J orange	r ^J r ^J jaune hétéroz.
r ^J	Rr ^J rouge	r ^J r ^J jaune faible

la descendance de ce croisement devait donner les trois types de coloration, rouge, orange et jaune dans la proportion 1:1:2.

Si les fréquences observées accusent un net excédent de formes orange et un déficit de formes jaunes par rapport à la distribution théorique (v. tableau VI), χ^2 est encore très légèrement inférieur à la valeur limite (5,991) correspondant à un coefficient de sécurité de 95%. Les deux distributions ne diffèrent pas significativement.

3.2.5. Les formes orange *bipunctata*.

Jusqu'à maintenant, aucune forme orange *bipunctata* n'a été capturée dans la nature. La présence d'un deuxième point à l'aile postérieure étant conditionnée par un gène (B) dominant sur *unipunctata* (b) (BOVEY, 1941), il apparaissait possible de réaliser en élevage la synthèse de telles formes correspondant à chacune des formes *unipunctata*. Dans une courte note (BOVEY, 1950), nous avons rendu compte de l'occurrence dans un élevage (n° 151) issu du croisement d'une ♀ peucédanoïde jaune fort (f. *icterica*) (Pp r^Jr^J bb) — d'une souche reconstituée à partir de descendants de deux parents orange — avec un ♂ éphialtoïde rouge *bipunctata* (f. *aemilii*) (pp RR Bb) capturé à Branson (Valais), de formes peucédanoïdes et éphialtoïdes orange *bipunctata*, le deuxième point de l'aile postérieure bien visible chez les f. éphialtoïdes apparaissant par transparence chez les peucédanoïdes où il est masqué par l'extension du pigment coloré. Ce deuxième point redevient visible chez les formes intermédiaires lorsque le pigment coloré régresse vers la base de l'aile postérieure. Les formes éphialtoïdes *bipunctata* rouges et jaunes étant décrites, nous avons nommé f. *mattheyi* et f. *burgeffi* les deux formes orange correspondantes, nous contentant de désigner les f. peucédanoïdes sous les noms de *prinzi*- et *aurantiaca-bipunctata* (BOVEY, 1950).

Un croisement ultérieur entre deux formes orange issues de cet élevage et plus fortement hétérozygotes que les parents de ce dernier nous ont donné toute la gamme des formes *uni*- et *bipunctata* des trois types de coloration. Les résultats de ces deux intéressants élevages sont résumés ci-après:

Elevage 151 (5.7.1948).

Parents: ♀ peucédanoïde jaune *unipunctata* (f. *icterica*) 140 ×
 ♂ éphialtoïde rouge *bipunctata* (f. *aemilii*) de Branson.

(♀ Pp r^Jr^J bb × ♂ pp RR Bb)

Phénotypes	<i>a</i>	<i>α</i>	<i>a</i> — <i>α</i>	$\frac{(a - \alpha)^2}{\alpha}$
Peuc. orange <i>unipunctata</i> . . .	18	15.25	+ 2.75	0.496
Peuc. orange <i>bipunctata</i> . . .	15	15.25	— 0.25	0.004
Eph. orange <i>unipunctata</i> . . .	10	15.25	— 5.25	1.807
Eph. orange <i>bipunctata</i> . . .	18	15.25	+ 2.75	0.496
Total . . .	61	61	$\chi^2 = 2.803$	

$$\chi^2_{3; 0.05} = 7.815$$

Elevage 158 (16.6.1949).

Parents: ♀ éphialtoïde orange *bipunctata* (f. *mattheyi*) 151 ×
 ♂ peucédanoïde *bipunctata* (f. *aurantiaca-bipunctata*) 151.

(♀ pp Rr^J Bb × ♂ Pp Rr^J Bb)

Phénotypes	<i>a</i>	<i>α</i>	<i>a</i> — <i>α</i>	$\frac{(a - \alpha)^2}{\alpha}$
Peuc. rouges <i>bipunctata</i> . . .	12	9.75	+ 2.25	0.519
Peuc. rouges <i>unipunctata</i> . . .	4	3.25	+ 0.75	0.173
Peuc. orange <i>bipunctata</i> . . .	23	19.50	+ 3.50	0.628
Peuc. orange <i>unipunctata</i> . . .	9	6.50	+ 2.50	0.962
Peuc. jaunes <i>bipunctata</i> . . .	8	9.75	— 1.75	0.314
Peuc. jaunes <i>unipunctata</i> . . .	4	3.25	+ 0.75	0.173
Eph. rouges <i>bipunctata</i> . . .	5	9.75	— 4.75	2.314
Eph. rouges <i>unipunctata</i> . . .	4	3.25	+ 0.75	0.173
Eph. orange <i>bipunctata</i> . . .	15	19.50	— 4.50	1.038
Eph. orange <i>unipunctata</i> . . .	7	6.50	+ 0.50	0.038
Eph. jaunes <i>bipunctata</i> . . .	11	9.75	+ 1.25	0.160
Eph. jaunes <i>unipunctata</i> . . .	2	3.25	— 1.25	0.481
Total . . .	104	104	$\chi^2 = 6.973$	

$$\chi^2_{11; 0.05} = 19.675$$

Dans ces deux intéressants élevages, les fréquences observées sont avec une très satisfaisante approximation conformes aux pro-

portions mendéliennes. Chaque type de coloration peut être ainsi représenté par la même gamme de formes principales au nombre de huit, chaque groupe peucedanoïde du tableau I (v. p. 198) comptant en fait, comme le groupe éphialtoïde correspondant, non pas deux, mais quatre formes, à savoir deux *unipunctata* et deux *bipunctata*. Ces dernières, apparemment semblables aux premières, laissent voir par transparence les deux points de l'aile postérieure, lesquels redeviennent visibles chez les formes intermédiaires lorsque le pigment noir réenvahit progressivement le champ alaire, à l'exception de leur surface (pl. hors texte, fig. 7 et 10).

Le complexe des formes principales du linnéon *Z. ephialtes* en comprend ainsi potentiellement vingt-quatre, parallèles trois à trois suivant la coloration, et dont huit n'ont jamais été observées dans la nature, du fait soit de leur très grande rareté, soit de l'absence dans les populations naturelles de l'un ou l'autre des gènes qui les conditionnent.

4. DISCUSSION DES RÉSULTATS

Il ressort clairement des croisements dont nous venons de présenter les résultats que les trois types de coloration sont conditionnées par une série de trois allélomorphes multiples, R (rouge), r^J (jaune fort) et r^j (jaune faible) qui donnent les combinaisons génotypiques suivantes :

Formes rouges: RR, Rr^j

Formes orange: Rr^J

Formes jaunes: r^Jr^J , r^Jr^j , r^jr^j .

Nous avons ainsi affaire à un cas de polyallélie, les deux génotypes jaunes, phénotypiquement semblables, donnant avec l'homozygote rouge, l'un un hybride rouge, l'autre un hybride intermédiaire orange.

Zygaena ephialtes permet ainsi, par ses types de coloration, de démontrer les deux cas de monohybridisme, avec hybride dominant et hybride intermédiaire.

L'existence de deux allélomorphes pour la coloration jaune ressort sans équivoque de l'examen de plusieurs des croisements

réalisés; elle est particulièrement attestée par l'apparition des trois types de coloration dans les élevages n^{os} 129 et 130 (f. orange \times f. jaune série *b*, page 204), 117, 119 et 120 (f. orange \times f. rouge, série *b*, page 206) et 123 (f. rouge \times f. jaune, série *b*, page 207).

Si l'on tient compte de la répartition du pigment coloré sur les ailes qui conduit à la différenciation des types peucédanoïde (PP) et éphialtoïde (pp), nous avons alors, correspondant aux six phénotypes, les dix-huit combinaisons génotypiques suivantes:

Peucédanoïdes rouges:	PPRR, PpRr
	PPRr ^{<i>J</i>} , PpRr ^{<i>J</i>}
Ephialtoïdes rouges:	ppRR, ppRr ^{<i>J</i>}
Peucédanoïdes orange:	PPRr ^{<i>J</i>} , PpRr ^{<i>J</i>}
Ephialtoïdes orange:	ppRr ^{<i>J</i>}
Peucédanoïdes jaunes:	PPr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} , Ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>}
	PPr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} , Ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>}
	PPr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} , Ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>}
Ephialtoïdes jaunes:	ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} , ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>}
	ppr ^{<i>J</i>} r ^{<i>J</i>} .

Au cours des nombreux croisements qu'il a effectués en Pologne, DRYJA (1959) a également obtenu des formes orange en utilisant comme souche un éphialtoïde jaune de Zaleszczyki en Podolie (URSS), l'autre parent étant un peucédanoïde rouge de Varsovie ou de Berlin, ce qui l'a conduit à postuler l'existence de deux gènes alléomorphes pour le jaune qu'il a désigné par les symboles f^+ et f , correspondant à r^J et r^j . S'il désigne par erreur f^+ comme dominant, le schéma de sa planche IV montre qu'il a correctement interprété les résultats en F_1 et F_2 de ce type de croisement.

A ne considérer que le pigment coloré, les formes orange correspondent donc toutes à un seul et unique génotype hétérozygote, ce qui explique leur étroite localisation au sein de populations où coexistent des formes rouges et des formes jaunes porteuses du gène r^J .

En raison de la grande rareté des formes peucédanoïdes jaunes qui n'existent nulle part en populations pures, ce sont les éphialtoïdes jaunes qui constituent principalement le réservoir du gène r^J .

En fonction de sa présence, des formes orange pourront ainsi apparaître:

1. dans des stations purement éphialtoïdes où volent des formes rouges et jaunes;
2. dans des stations à populations très mélangées de la zone de chevauchement des aires du complexe éphialtoïde méridional et du complexe peucédanoïde rouge septentrional, limité au sud par l'isotherme annuel de $+ 9^{\circ} \text{C}$ (REICHL, 1958).

Les données faunistiques disponibles et l'examen des collections où *Z. ephialtes* est bien représentée font ressortir la grande rareté des formes orange dans la nature. Dans la plupart des grands musées d'Europe, elles ne s'y trouvent représentées qu'en quelques individus et le nombre des stations où elles ont été observées est relativement limité.

Correspondant à la première possibilité, signalons le cas de la petite station de Branson près de Martigny en Valais où nous avons, pour la première fois en Suisse, découvert les f. *pseudocoronillae* et *pseudotrigonellae* en 1948. HOLIK et SHELJUZHKO (1958) relèvent par ailleurs leur présence, dans des conditions identiques, aux environs de Charkov et de Nikolajev en Ukraine orientale et méridionale. Mais dans la majorité des cas connus, les formes orange, peucédanoïdes et éphialtoïdes, ont été observées au sein de populations correspondant à la seconde possibilité, notamment en Basse-Autriche¹, en Carinthie, en Styrie, en Moravie, en Bohême, en Slovaquie, en Pologne méridionale, en Podolie (URSS).

Si, dans ces dernières populations, les f. orange peucédanoïdes, très frappantes à l'état frais et très distinctes des peucédanoïdes rouges et jaunes, sont de bons indicateurs de la présence du gène jaune fort (r^J), il n'en va pas de même dans les populations exclusivement éphialtoïdes. La localisation du pigment coloré sur les taches basales de l'aile antérieure et l'anneau de l'abdomen rend la distinction difficile si l'on ne dispose pas d'individus très frais. Cela est attesté par le fait que ces formes orange ont échappé à l'attention dans la station de Branson, connue des lépidoptéristes

¹ Dans une contribution à la faune lépidoptérologique d'Herzogenburg en Basse-Autriche, SCHWINGENSCHUSS (1952) fait part de sa surprise d'avoir capturé les f. *aurantiaca* et *prinzi* dans une population mélangée où il n'a pas trouvé de formes jaunes. Si ces deux formes étaient d'authentiques types orange, des f. jaunes devaient y exister qui y ont probablement passé inaperçues en raison d'une exploration insuffisante.

depuis longtemps et explorée en particulier par FAVRE (1899) et par WULLSCHLEGEL dont les récoltes aux environs de Martigny ont approvisionné à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle de nombreuses collections. Il est probable que des formes orange doivent apparaître dans d'autres populations mixtes de l'aire des éphialtoïdes.

La grande rareté des formes orange dans les populations où elles sont apparues résulte-t-elle d'une faible fréquence de l'allèle r^J ou d'une moindre vigueur des hétérozygotes Rr^J conduisant à une forte élimination par la sélection naturelle ? Seul un examen de l'aspect écologique de la génétique de cette intéressante espèce permettrait d'y répondre.

De nos conclusions sur le déterminisme de la coloration orange chez *Z. ephialtes*, il ressort que le polymorphisme génétique de cette intéressante espèce est plus complexe que ne le laissaient prévoir nos premiers résultats (1941). De ceux de plusieurs des croisements effectués par DRYJA en Pologne, il semble d'autre part ressortir que l'extension du pigment coloré sur les ailes qui conduit au type peucédanoïde relève aussi d'un déterminisme polyallélique. C'est ainsi qu'en F_1 et F_2 des deux croisements :

♂ *éphialtoïde jaune* (Merano) \times ♀ *peucédanoïde rouge* (Berlin)
et

♀ *éphialtoïde jaune* (Merano) \times ♂ *peucédanoïde rouge* (Lublin),

les hétérozygotes peucédanoïdes ont été du même type que le parent ♀ dans le premier cas, avec dominance complète de P, d'un type intermédiaire correspondant aux f. *metzgeri* et *günneri* pour les rouges, *nigroaesus* et *nigroictérica* pour les jaunes dans le second cas, ce qui a conduit DRYJA (1959) à postuler l'existence de deux allèles P^I et P^{II} , respectivement dominant et semi-dominant sur p.

Le nombre des taches des ailes relevant également d'un déterminisme génétique, on mesure le degré de complexité du polymorphisme balancé qui confère à cette intéressante espèce une place à part dans le genre *Zygaena* et parmi les lépidoptères en général. Nous avons affaire à un bel exemple de « ratio-cline » polymorphe (FORD, 1955) et il serait souhaitable, qu'à l'exemple de DRYJA, soient multipliées les expériences de croisement entre individus de diverses populations ou races, afin de fournir des bases

plus solides à une analyse de la répartition des allèles et de leur fréquence dans les populations naturelles¹. Comme le remarque par ailleurs FORD (1964), *Zygaena ephialtes* constituerait « un admirable matériel » pour une étude de génétique écologique, s'il était possible de sélectionner des lignées évoluant en un an ou de trouver un moyen de rompre les diapauses larvaires pour en accélérer le développement.

Alors que les formes rouges homo- et hétérozygotes sont caractérisées par une assez grande homogénéité de la pigmentation des écailles colorées — parfois plus ou moins mêlées d'écailles blanches — des taches des ailes antérieures et du champ de l'aile postérieure des formes peucedanoides ou des taches basales des ailes antérieures des formes éphialtoïdes, la teinte orangée chez les hétérozygotes Rr^J résulte d'un mélange d'écailles dont la coloration va du jaune-orange clair à l'orange foncé ou au rose, les écailles les plus claires étant toutefois d'un ton plus foncé que celles des formes jaunes.

Il semble ressortir de ce fait d'observation que la coloration orange résulte d'un mélange des pigments rouge et jaune, avec prédominance plus ou moins forte dans les écailles de l'un ou de l'autre, ce que seule permettrait de confirmer, ou d'infirmer, l'analyse de ces pigments dont la nature chimique nous est encore inconnue².

ZUSAMMENFASSUNG

Die auffallend polymorphe Art *Zygaena ephialtes* (L.) ist in ihrem Verbreitungsgebiet durch drei Farbvarianten, rot, orange und gelb, vertreten, die sich bei den zwei Mustertypen, peucedanoid und ephialtoid, manifestieren können. Eine weitere Variabilität betrifft die Zahl der Flecken auf den Flügeln.

Die drei Farbvarianten sind durch drei multiple Allele R (rot), r^J (stark gelb) und r^j (schwach gelb) bedingt, welche die folgenden genotypischen Kombinationen ergeben:

¹ Voir à ce sujet: DE LATTIN (1952) et REICHL (1958).

² Pensant avoir affaire à des ptérines, nous avons soumis des échantillons d'ailes des divers génotypes à notre collègue, le professeur M. Viscontini, de l'Institut de Chimie organique de l'Université de Zurich, que nous remercions de son obligeance. Il a reconnu que ces pigments se rattachent à une autre catégorie que les ptérines, laquelle reste à déterminer.

RR, Rr^J = rote Formen
 Rr^J = orange Formen
 r^Jr^J, r^Jr^j, r^Jr^j = gelbe Formen.

Die zwei gelben Homozygoten r^Jr^J und r^Jr^j sind phänotypisch gleich; sie unterscheiden sich nur durch die Valenz der beiden Allele.

Die ausschliesslich heterozygoten orangen Formen können also in der Natur nur in Mischpopulationen auftreten, in denen rote und gelbe Formen — letzere Träger des Allels r^J — vorhanden sind. Unter solchen Verhältnissen sind sie aber sehr selten. Sie wurden besonders im mittleren Teil Zentral- und Osteuropas beobachtet, wo die nördlichen rot-peucedanoiden und die südlichen gelb-ephialtoiden Formen gemeinsam vorkommen, nämlich in Niederösterreich, Kärnten, Steiermark, Mähren, Böhmen, Süd-Polen und Podolien (USSR), sowie auch in einigen rein ephialtoiden rot/gelb-Mischpopulationen (Wallis, Süd-Russland).

Die orangen *ephialtes*-Formen können in derselben Formen-Reihe wie die roten und gelben auftreten (s. Tab. I). Wir haben durch Kreuzungen ephialtoide und peucedanoide *bipunctata*-Formen erzeugt, die in der Natur noch nicht festgestellt wurden, nämlich die f. *mattheyi*, *burgeffi*, *prinzi-bipunctata* und *auriantia* *bipunctata* (s. Farbtafel).

Die Pigmente der drei Farbvarianten sind nicht Pterine; ihre chemische Zusammensetzung ist noch unbekannt.

SUMMARY

Zygaena ephialtes (L.), a rather polymorphic species may be divided in the two main types, the *peucedanoide* and the *ephialtoide* type, which may be further divided in different forms by the number of spots on their wings. All these forms exist in three colour variations: red, orange and yellow. The colouration is genetically controlled by three multiple alleles: R = red, r^J = strong yellow, r^j = weak yellow. R is dominant over r^j , whereas R and r^J are semi-dominant, producing intermediate phenotypes. In homozygous condition the two yellow alleles r^J and r^j produce identical phenotypes. The same is true for the heterozygote r^Jr^j .

Thus r^J and r^j differ only in their dominance toward R. The three colour forms are therefore produced by the following genotypic combinations:

red forms = RR, Rr^J
 orange forms = Rr^J
 yellow forms = r^Jr^J , r^jR^j , r^Jr^j .

In nature the exclusively heterozygote orange forms exists only in mixed populations, together with red and yellow forms. Orange forms are rather rare. They have been observed in the middle region of Eastern Europe, i.e. lower Austria, Carinthia, Styria, Moravia, Bohemia, southern Poland and Podolia (USSR), where the northern red-peucedanoide forms coexist with the southern yellow-ephaltoide forms, and in some pure ephialtoide red-yellow mixed populations in southern Russia and the Valais (Switzerland).

Orange *ephialtes* forms may be arranged in the same sequence as the red and yellow forms (table 1).

By crossing, we produced ephialtoide and peucedanoide *bipunctata* forms, not yet found in nature, i.e. the forms *mattheyi*, *burgeffi*, *prinzi-bipunctata* and *aurantiaca-bipunctata* (see colour plate).

The coloured pigments are not pterines; their chemical nature, however, is still unknown.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERTI, B. 1958-59. *Über den stammesgeschichtlichen Aufbau der Gattung Zygaena F. und ihrer Vorstufen (Insecta, Lepidoptera)*. Mitt. Zool. Mus. Berlin 34: 245-396; 35: 203-242.
- BOVEY, P. 1941. *Contribution à l'étude génétique et biogéographique de Zygaena ephialtes L. (Lep. Zygaenidae)*. Rev. suisse Zool 48: 1-90.
- 1942. *Apparition de formes orangées dans un croisement inter-racial de Zygaena ephialtes L.* Arch. Julius Klaus-Stiftung XVII: 432-433.
- 1948. *Déterminisme génétique des formes orange chez Zygaena ephialtes L.* Arch. Julius Klaus-Stiftung XXIII: 499-205.
- 1950. *Deux formes nouvelles de Zygaena ephialtes L. obtenues par croisement.* Arch. Julius Klaus-Stiftung XXV: 35-38.
- BURGEFF, H. 1921. *Polymorphismus und Erblichkeit bei Zygaena ephialtes L.* Ent. Zeitschr. Frankfurt am M. XXXV: 6 S.

- DRYJA, A. 1959. *Badania nad polimorfizmem krasnika zmiennego (Zygaena ephialtes L.)*. 1 vol. 402 pp., Pantwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa.
- FAVRE, E. 1899. *Faune des macrolépidoptères du Valais et des régions limitrophes*. 1 vol. 418 pp., Schaffhouse.
- FORD, E. B. 1955. *Moths*. New Naturalist Series. London, Collins & Co.
— 1964. *Ecological genetics*. Methuen & Co. London.
- FORSTER, W. und WOHLFARTH, Th. A. 1960. *Die Schmetterlinge Mitteleuropas*. Bd. III. Franckh-Stuttgart.
- HIRSCHKE, 1904. *Über zwei neue Formen der Zygaena ephialtes L.* XIV. J. Ber. Wiener Ent. Ver.: 57-58.
— 1906. *Neue Zygaenen-Formen*. XVI. J. Ber. Wiener Ent. Ver.: 93-95.
- HOLIK, O. 1929. *Die Zygaenen Böhmens*. In STERNECK, J.: Podromus der Schmetterlinge Böhmens: 228-241.
— 1939. *Rassenanalytische Untersuchungen an den in Polen vorkommenden Arten der Gattung Zygaena Fabr. (Lepidoptera)*. Ann. Mus. Polonici XII: 1-144.
- HOLIK, O. und SHELJUZHKO, L. 1958. *Über die Zygaenen-Fauna Osteuropas, Kleinasien, Irans, Zentralasiens und Sibiriens*. Mitt. Münchener Ent. Ges. XLVIII: 234-253.
- KITT, M. 1912. *Über die Lepidopterenfauna des Ötztales*. Verh. zool. bot. Ges. Wien LXII: 320-416.
- LATTIN, G. de. 1952. *Allelhäufigkeit und Rassenbildung bei Anthocera (= Zygaena) ephialtes L. (Lep.)*. Verh. Deutsche Zool. Ges. in Freiburg 1952: 452-460.
- OCHSENHEIMER, F. 1808. *Die Schmetterlinge von Europa*, II: 75. Leipzig.
- POVOLNY, D. & GREGOR, F. 1946. *Vretenusky (Zygaena Fab.) v zemi Moravskoslezské*. Entomol. listu 12: 1-97.
- REICHL, E. R. 1958/59. *Zygaena ephialtes L. I. Formenverteilung und Rassengrenzen im niederösterreichischen Raum*. Z. Wiener Ent. Ges. 43: 250-265.
II. *Versuch einer Deutung der Rassen- und Formenverteilung auf populationsgenetischer Basis*. Id. 44: 50-64.
- REISS, H. 1930. *Zygaenidae in SEITZ, A., Die Grossschmetterlinge der Erde*. Supplement zu Bd. 2. Stuttgart.
- SCHWINGENSCHUSS, Z. 1952. *Kleiner Beitrag zur Lepidopterenfauna von Herzogenburg und Umgebung*. Z. Wiener Ent. Ges. 37: 172.
- TURNER, J. 1948. *Die Schmetterlinge Kärntens und Osttirols*. X. Sonderheft der Carinthia II. Mitt. Naturw. Ver. Kärnten.
- VORBRÖDT, K. und MUELLER-RUTZ, J. 1914. *Die Schmetterlinge der Schweiz*, II. Band, Bern, Verlag K. J. Wyss.





LÉGENDE DE LA PLANCHE EN COULEURS

FIG. 1. Forme peucedanoïde rouge hétérozygote (Rr^J) (*f. peucedani*), élevage n° 129 (v. tableau IV).

FIG. 4. — Forme peucedanoïde rouge homozygote (RR) (*f. peucedani*), élevage n° 158 (v. tableau III).

FIG. 2. — Forme peucedanoïde jaune fort homozygote ($r^J r^J$) (*f. icterica*), élevage n° 125, reconstituée par croisement de deux formes orange (voir tableau III).

FIG. 5. — Forme peucedanoïde jaune faible homozygote ($r^J r^J$) (*f. icterica*), élevage n° 79, reconstituée par croisement de deux formes peucedanoïdes rouges hétérozygotes ($Rr^J \times Rr^J$), en F2 du croisement ♀ éphialtoïde jaune faible (*coronillae*) de Fischamend près Vienne \times ♂ peucedanoïde rouge (*peucedani*) de Promenthoux près Nyon (VD) (v. BOVEY, 1941, p. 46).

FIG. 3, 6, 7, 10. — Formes peucedanoïdes orange.

FIG. 3. *F. prinzi-unipunctata*, élevage n° 151 (v. tableau VI).

FIG. 6. *F. aurantiaca-unipunctata*, élevage n° 149 (v. tableau VI).

FIG. 7. *F. prinzi-bipunctata* *, élevage n° 158 (v. tableau III et page 18).

FIG. 10. *F. aurantiaca-bipunctata* *, élevage n° 166 (v. tableau VI).

FIG. 8, 11, 9, 12. — Formes éphialtoïdes orange.

FIG. 8. *F. pseudocoronillae*, élevage n° 244.

FIG. 11. *F. pseudotrigonellae*, élevage n° 144 (v. tableau VI).

FIG. 9. *F. mattheyi*, élevage n° 158 (v. tableau III).

FIG. 12. *F. burgeffi*, élevage n° 151 (v. tableau VI).

(Gross. 1,15 \times)

* On remarque très nettement par transparence, sur l'aile postérieure de ces individus, les deux points caractéristiques des formes bipunctata.

Phosphatester der Aminosäuren Serin und Tyrosin sowie des Äthanolamins in *Drosophila melanogaster*

von

**P. S. CHEN, F. HANIMANN
und C. ROEDER-GUANELLA**

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich ¹

Mit 4 Textabbildungen.

*Herrn Professor Dr. J. Seiler
zum 80. Geburtstag gewidmet.*

In unseren früheren Untersuchungen über den Stoffwechsel der Aminosäuren in *Drosophila melanogaster* fanden wir verschiedene Ninhydrin-positive Substanzen, deren Rf-Werte auf dem 2-dimensionalen Papierchromatogramm von denjenigen der bisher bekannten Aminosäuren abweichen (siehe z.B. HADORN und STUMM-ZOLLINGER 1953; STUMM-ZOLLINGER 1954; CHEN und HADORN 1954, 1955). Da alle diese Substanzen nach der Hydrolyse verschwanden, und zahlreiche Aminosäuren in den Hydrolysaten festgestellt werden konnten, wurden sie als Peptide bezeichnet. Eine spätere Untersuchung von MITCHELL, CHEN und HADORN (1960) bewies jedoch, dass zwei der als Peptide bezeichneten Flecke (P₁ und P₂) zur Hauptsache das Tyrosin-O-phosphat enthalten. Neuerdings, mit Hilfe der Ionenaustausch-Chromato-

¹ Ausgeführt mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

graphie, stellten wir weitere Phosphatester der Aminosäure Serin und des Äthanolamins fest, die auf dem Chromatogramm mit den Peptiden häufig gemeinsame Flecke bilden (CHEN und HANIMANN 1965). Unsere Erfahrungen zeigen, dass das Ninhydrin-positive Muster von *Drosophila* viel komplizierter ist, als man bisher angenommen hat. Im folgenden berichten wir über einige neuere Ergebnisse der Identifizierung und des chromatographischen Verhaltens dieser Phosphatverbindungen sowie ihrer komplexen Beziehungen zu Peptiden.

Das Aufziehen des Wildtypes (Sevèlen) von *Drosophila melanogaster* und die Herstellung des zu untersuchenden Extrakts wurden bereits in einer früheren Arbeit eingehend beschrieben (siehe CHEN und HANIMANN 1965). Die Fraktionierung der im Extrakt enthaltenen Ninhydrin-positiven Komponenten geschah durch den automatischen Aminosäure-Analysator nach einem von SPACKMAN, STEIN und MOORE (1958) beschriebenen Verfahren. Mittels eines „Stream-Dividers“ wurden einzelne Fraktionen unmittelbar nach der Eluierung aus der Säule gesammelt. Diese dienten als Ausgangsmaterial für die weiteren papierchromatographischen Untersuchungen. Eine zweite Untersuchungsmethode war die Auftrennung der Proben in einer Dowex-50-Kolonnen mittels des Gradient-Puffersystems (siehe CHEN 1962, 1963). Sowohl für die Fraktionierung wie für die papierchromatographische Analyse wurde das Verhalten der zu identifizierenden Stoffe mit demjenigen der reinen Substanzen verglichen.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Bei der Ionenaustausch-Chromatographie fanden wir stets zahlreiche Ninhydrin-positive Komponenten, die vor der Asparaginsäure (ASP) aus der Harzsäule eluiert werden. Abbildung 1 zeigt die Reihenfolge im Austreten und die Verteilung der Konzentration dieser Substanzen im Extrakt der 1-tägigen Adultmännchen (Methode von SPACKMAN, STEIN und MOORE 1958). Fünf von diesen wurden als Phosphoserin (PSER), Tyrosin-O-phosphat (TYRP), Glycerophosphoäthanolamin (GPEA), Phosphoäthanolamin (PEA) und Taurin (TAU) identifiziert. Nach der Hydrolyse (6 N HCL bei 110°C) stellten wir im Hydrolysat entweder

die Aminosäuren Serin oder Tyrosin, oder das Äthanolamin fest. Wie aus Abbildung 1 ersichtlich ist, sind neben diesen Phosphatestern noch verschiedene Ninhydrin-positive Fraktionen (P) vor-

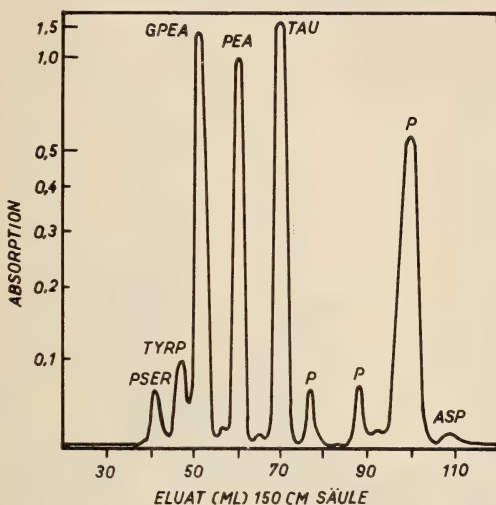


ABB. 1.

Fraktionierung der Phosphatester und sauren Peptide im Extrakt (0,4 g Frischgewicht/2 ml) 1-tägiger Adultmännchen von *Drosophila* mittels des automatischen Aminosäure-Analysators. (Für Abkürzungen, siehe Text.)

handen, deren Konzentration sehr unterschiedlich ist. Sie lassen sich bei der vorliegenden Methode nur schwer voneinander trennen. Wie unten noch beschrieben wird, besteht kein Zweifel, dass die meisten aus einfachen Aminosäuren zusammengesetzte Peptide (P) sind. Die Untersuchung verschiedener Entwicklungsstadien ergab, dass in den verpuppungsreifen Larven das Tyrosin-O-phosphat besonders konzentriert ist, während der Gehalt an Phosphoäthanolamin auffallend gering erscheint. Junge Larven zeichnen sich durch ihren hohen Gehalt an Peptiden aus (siehe Abb. 2 in CHEN und HANIMANN 1965).

Wurde der gleiche Extrakt in einer Dowex-50-Säule mittels des Ammoniumformiat-Puffers (0,05 M, pH 2,5) fraktioniert, so zeigten die Phosphatverbindungen ein ganz anderes Verhalten: Phosphoäthanolamin tritt nach dem Taurin aus, während Tyrosin-O-

phosphat als letzte Fraktion eluiert wird (Abb. 2). Von besonderem Interesse sind die Peptide, die bei 1-dimensionalen Chromatographie der so erhaltenen Fraktionen nachgewiesen wurden (Abb. 3). Dafür spricht auch die starke Zunahme der Ninhydrin-Reaktion nach der sauren Hydrolyse (siehe Diagramm in Abb. 2). Da die Reindar-

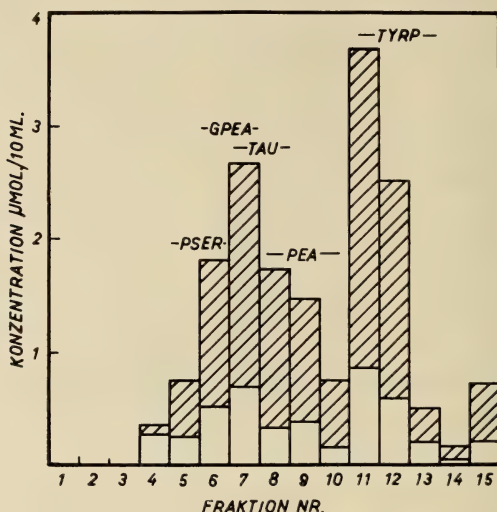


Abb. 2.

Auftrennung der Phosphatester und sauren Peptide im Extrakt (2 g Frischgewicht/ml) von 4-tägigen Drosophilalarven mittels des Gradient-Puffersystems (Ammoniumformiat). Der schraffierte Teil jeder Kolonne bedeutet die Zunahme der Ninhydrin-Reaktion nach der Hydrolyse. (Für Abkürzungen, siehe Text.)

stellung dieser Peptide besonders schwierig ist, konnten wir bis jetzt noch keine genaue Analyse über die Zusammensetzung der einzelnen Peptide durchführen. Immerhin deuten unsere vorläufigen Ergebnisse der Totalhydrolyse darauf hin, dass die meisten aus gewöhnlichen Aminosäuren wie Asparaginsäure, Glutaminsäure, Glycin, Alanin, Serin und Cysteinsäure bestehen. Dies ist in Übereinstimmung mit den Befunden von MITCHELL und SIMMONS (1962).

Tabelle 1 stellt einen Vergleich des chromatographischen Verhaltens zwischen den hier identifizierten Fraktionen und den reinen Substanzen dar. Es besteht eine weitgehende Überein-

stimmung sowohl in den Rf-Werten wie in der Reihenfolge der Eluierung aus der Harzsäule.

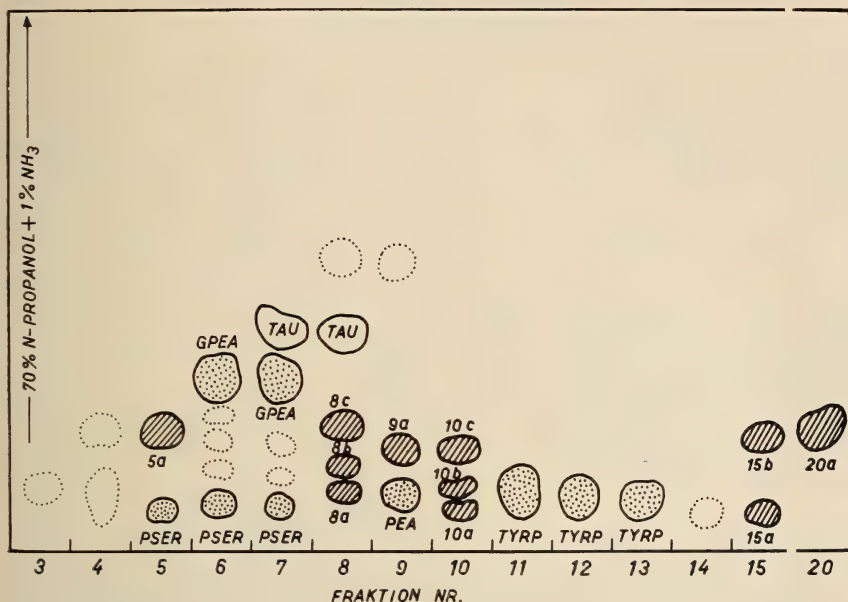


ABB. 3.

Weitere papierchromatographische Auftrennung der Phosphatester und sauren Peptide in den einzelnen Proben nach Fraktionierung durch den Ammoniumformiat-Puffer. Die Reihenfolge der Eluierung aus der Harzsäule ist auf der Abszisse aufgetragen. Punktierte Flecke = Phosphatester; schraffierte Flecke = Peptide. Die nicht ausgezogenen Kreise bedeuten diejenigen Stoffe, die in den betreffenden Fraktionen sehr schwach konzentriert sind, und deren Lage auf dem 2-dimensionalen Chromatogramm nicht weiter bestimmt wurde.

Da die Phosphatverbindungen und gewisse Peptide in den Extrakten in recht hoher Konzentration vorkommen, wäre es von Interesse, ihre genaue Lokalisation auf dem 2-dimensionalen Chromatogramm festzustellen. Wir haben die aus den säulenchromatographischen Fraktionen isolierten Stoffe einzeln dem normalen Extrakt zugegeben, und den Extrakt 2-dimensional chromatographiert (1. Dimension: 70% n-Propanol + 1% NH_3 , aufsteigend; 2. Dimension: wassergesättigtes Phenol, absteigend). Wie das rekonstruierte Chromatogramm in Abbildung 4 zeigt, sind alle

TABELLE 1.

Vergleich der *R_f*-Werte und Reihenfolge bei Eluierung aus der Harzsäule zwischen den zu identifizierenden Ninhydrin-positiven Komponenten und den reinen Substanzen.

	R _f -Werte				Reihenfolge der Eluierung			
	<i>Drosophila</i> Extrakt		reine Substanzen		Aminosäure-Analysator (Eluat in ml)		Gradient-Puffersystem (Fraktion Nummer)	
	Pro-panol + NH ₃	Phenol	Pro-panol + NH ₃	Phenol	<i>Drosophila</i> Extrakt	reine Substanzen	<i>Drosophila</i> Extrakt	reine Substanzen
PSER*	0,03	0,07	0,05	0,07	42	42	4-7	4-6
TYRP	0,06	0,17	0,06	0,18	48	47	11-13	11-14
GPEA	0,25	0,64	—	—	51	—	6-7	—
PEA	0,07	0,25	0,07	0,26	60	58	9	8-10
TAU	0,34	0,39	0,27	0,40	70	69	7-8	6-8

* Für Abkürzungen, siehe Text.

geprüften Stoffe durch ihre geringen Wanderungsgeschwindigkeiten in beiden Lösungsmitteln gekennzeichnet; sie befinden sich in der Nähe von Asparaginsäure und Glutaminsäure und zeigen häufig Überlappungen. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass in Hydrolysaten der von uns in den früheren Arbeiten als „Peptide“ bezeichneten Stoffe zahlreiche Aminosäuren festgestellt wurden. Nach den vorliegenden Befunden müssen aber solche Aminosäuren wie Tyrosin und Serin sowie das Äthanolamin als Abspaltungsprodukte der Phosphatester aufgefasst werden. Auch wird das Glycerophosphoäthanolamin teils durch Glutamin, teils durch β -Alanin überdeckt. Jedenfalls beweisen die vorliegenden Untersuchungsergebnisse, dass die sogenannten „Peptid-Flecke“ auf dem 2-dimensionalen Papierchromatogramm komplexer Natur sind.

Ausser in *Drosophila* wurden Phosphoserin, Phosphothreonin, Phosphoäthanolamin und Glycerophosphoäthanolamin in den Schmeissfliegen *Phormia regina* gefunden (LEVENBOOK *et al* 1965). SHAW (1955) berichtete über das Vorkommen von Phosphoäthanolamin in Eiern der Heuschrecke *Chortophaga viridifasciata*. Über die physiologisch-biochemische Bedeutung dieser Phosphatester in Insekten ist nichts genaues bekannt. Da das Tyrosin-O-phosphat in

den verpuppungreifen Larven besonders konzentriert ist, fragt man sich, ob es, wie das Tyrosin selbst, in direkter Beziehung zur Bildung des Pupariums steht. Es ist auch möglich, dass dieser

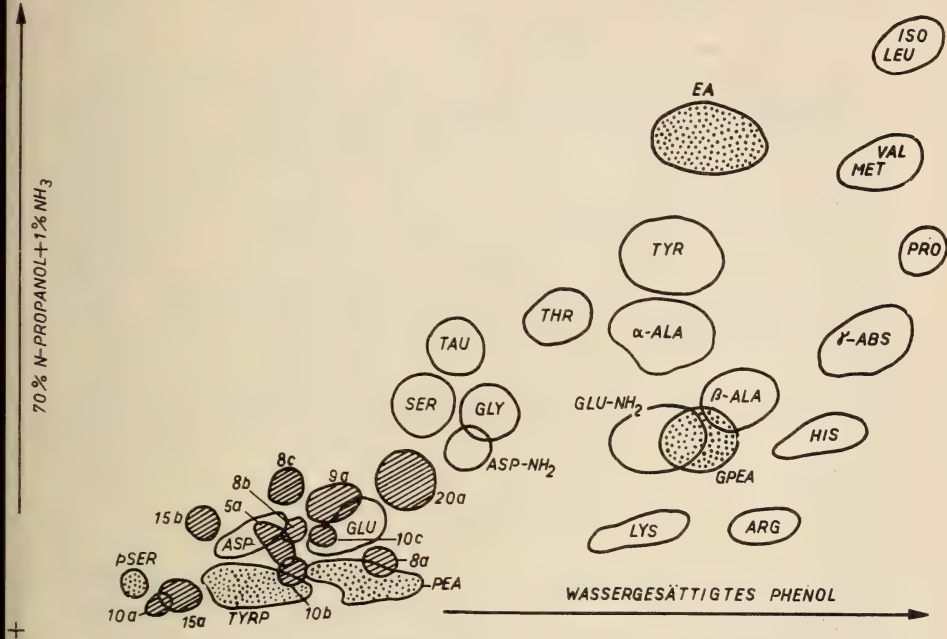


ABB. 4.

Ein nach den Ergebnissen der eingehenden Papier- und Ionenaustausch-Chromatographie rekonstruiertes 2-dimensionales Chromatogramm. Leere Flecke = Aminosäuren; punktierte Flecke = Phosphatester und Äthanolamin (EA); schraffierte Flecke = Peptide. Die Aminosäuren sind durch die Abkürzungen der ersten 3 Buchstaben angegeben. Die Numerierung der Peptide bezieht sich auf die in Abb. 3 angegebene Reihenfolge der Eluierung aus der Harzsäule. Für Abkürzungen der Phosphatester, siehe Text.

Stoff eine gewisse Rolle im Energieumsatz spielt. Bei Wirbeltieren wurde nachgewiesen, dass sowohl Phosphoäthanolamin wie Phosphoserin sich im intermediären Stoffwechsel der Phosphatide beteiligen (LEUTHARDT 1963). Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Stoffe in Insekten die gleiche Funktion besitzen. Nach WREN und MITCHELL (1955) enthalten die Phosphatide von *Drosophila* u.a. Cholin, Äthanolamin und Serin. BIEBER *et al* (1961) sowie TAYLOR und HODGSON (1965) stellten fest, dass das Äthanolamin

die basische Gruppe der vorwiegenden Phosphatide in *Phormia* darstellt. Für eine allgemeine Diskussion über den Lipidstoffwechsel in Insecten verweisen wir auf die neu erschienene Monographie von GILMOUR (1965).

SUMMARY

By means of both ion-exchange and paper chromatography it was found that the methanolic extract of *Drosophila melanogaster* contains phosphoserine, tyrosine-O-phosphate, phosphoethanolamine and glycerophosphoethanolamine. On 2-dimensional paper chromatograms these phosphate esters are located in the neighbourhood of aspartic acid, glutamic acid and glutamine, and they show considerable overlapping with other acidic peptides. Our detailed analysis indicates that the pattern of ninhydrin-positive components in *Drosophila* is much more complicated than hitherto anticipated. The physiological-biochemical significance of these esters in the intermediary metabolism of lipids in insects is discussed.

RÉSUMÉ

Des extraits au méthanol de *Drosophila melanogaster* ont été analysés par la méthode des échanges d'ions et par chromatographie sur papier. Ces méthodes ont révélé la présence de phospho-sérine, tyrosine-O-phosphate, phosphoéthanolamine, et glycerophosphoéthanolamine. Comme l'ont démontré les chromatogrammes, ces esters phosphatiques qui sont localisés dans le voisinage de l'acide aspartique, de l'acide glutamique ainsi que de la glutamine, coïncident avec d'autres peptides acidiques. Notre analyse détaillée indique que chez *Drosophila* la composition des fractions ninhydrine-positives est bien plus compliquée qu'on ne l'avait pensé auparavant. L'importance physiologique et biochimique de ces esters pour le métabolisme intermédiaire des lipides chez les insectes fait objet d'une discussion.

LITERATURVERZEICHNIS

- BIEBER, L. L., E. HODGSON, V. H. CHALDELIN, V. J. BROOKS and R. W. NEWBURGH. 1961. *Phospholipid patterns in the blowfly, Phormia regina (Meigen)*. J. biol. Chem. 236: 2590-2595.

- CHEN, P. S. 1962. *Trennung der freien Aminosäuren und Peptide von Seeigeleiern mittels Ionenaustauschchromatographie*. Rev. suisse Zool. 69: 288-296.
- 1963. *Studies on the protein metabolism of Culex pipiens L.* — IV. *Separation of free amino acids and peptides in adult mosquitoes by column chromatography*. J. Insect Physiol. 9: 453-462.
- und E. HADORN. 1954. *Vergleichende Untersuchungen über die freien Aminosäuren in der larvalen Hämolymphe von Drosophila, Ephestia und Corethra*. Rev. suisse Zool. 61: 437-451.
- und E. HADORN. 1955. *Zur Stoffwechselphysiologie der Mutante letal-meander (lme) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 62: 338-347.
- und F. HANIMANN. 1965. *Ionenaustauschchromatographische Untersuchungen über die freien Aminosäuren und deren Derivate in Drosophila melanogaster*. Z. Naturforschung 20 b: 307-312.
- GILMOUR, D. 1965. *The Metabolism of Insects*. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- HADORN, E. und E. STUMM-ZOLLINGER. 1953. *Untersuchungen zur biochemischen Auswirkung der Mutation „letal-translucida“ (ltr) von Drosophila melanogaster*. Rev. suisse Zool. 60: 506-516.
- LEUTHARDT, F. 1963. *Lehrbuch der physiologischen Chemie*. Walter de Gruyter, Berlin.
- LEVENBOOK, L., M. L. DINAMARCA and F. LUCAS. 1965. *Unusual free amino acids and determination of ninhydrin-positive substances during morphogenesis of the blowfly Phormia regina*. Fed. Proc. 24: 471.
- MITCHELL, H. K. and J. R. SIMMONS. 1962. *Amino acids and derivatives in Drosophila*. In "Amino Acid Pools" (J. T. HOLDEN, ed.), pp. 136-146. Elsevier, Amsterdam.
- P. S. CHEN and E. HADORN. 1960. *Tyrosin phosphate on paper chromatograms of Drosophila melanogaster*. Experientia 46: 410.
- SHAW, E. I. 1955. *Amino compounds and ethanolamine phosphoric acid of the grasshopper egg*. Exp. Cell Res. 9: 489-501.
- SPACKMAN, D. H., W. H. STEIN and S. MOORE. 1958. *Automatic recording apparatus for use in the chromatography of amino acids*. Analyt. Chem. 30: 1190-1206.
- STUMM-ZOLLINGER, E. 1954. *Vergleichende Analyse der Aminosäuren und Peptide in der Hämolymphe des Wildtypus und der Mutante letal-translucida (ltr) von Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 86: 126-133.

- TAYLOR, J. F. and E. HODGSON. 1965. *The origin of phospholipid ethanolamine in the blowfly, Phormia regina (Meigen)*. J. Insect Physiol. 11: 281-285.
- WREN, J. J. and H. K. MITCHELL. 1959. *Extraction methods and an investigation of Drosophila lipids*. J. biol. Chem. 234: 2823-2828.
-

Antennapedia (ss^{Anp}), eine homöotische Mutante bei *Drosophila hydei* Sturtevant

von

H. GLOOR und H. R. KOBEL

Genetisch Laboratorium der Rijksuniversiteit te Leiden, Nederland

Mit 4 Textfiguren und 1 Tafel

EINLEITUNG

Homöotische Bildungen haben immer wieder die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt, da ein Studium solcher Transformationen einen Einblick in morphogenetische Prozesse versprach. Eine der bestbekannten homöotischen Mutationen bei *Drosophila melanogaster* ist *aristapedia*, von der eine ganze Reihe Allele von den verschiedensten Fragestellungen aus untersucht wurde (Literatur bis 1955 bei ANDERS 1955). Auch bei *D. simulans* und *D. pseudoobscura* (STURTEVANT und NOVITSKI 1941) wurde eine solche Mutation beschrieben. *D. virilis* zeigte bei Phaenokopieversuchen mit Senfgas (BODENSTEIN und ABDEL MALEK 1949) Tarsusstrukturen an der Antenne, wobei der dabei erreichte hohe Prozentsatz dieser besonderen Missbildung auffällt, ebenso wie bei ähnlichen Versuchen an *D. melanogaster* (GOLDSCHMIDT und PITERNICK 1957, GEHRING 1964).

Die rezessiven ss^a -Mutanten von *D. melanogaster* zeigen als auffälligsten Bestandteil ihres meist pleiotropen Wirkungsmusters eine im günstigsten Fall vollständige Umbildung der Arista in einen mehrgliederigen Tarsus, wobei das Endglied alle Elemente eines normalen Praetarsus aufweisen kann. Das dritte Antennenglied ist oft in die Umbildung mit einbezogen (z.B. ss^{aSp}), indem die Arista,

vergleichend morphologisch den Antennengliedern 4—6 entsprechend, nur die distalen drei Glieder des Antennenfusses liefert, während das dritte Antennensegment in ein weiteres Glied des Antennenfusses transformiert wird.

Aus dieser auffälligen segmentalen Übereinstimmung ist jedoch nicht eine Homologie der Bein- und Antennenglieder abzuleiten. Die Missbildung ruft nicht eine morphologisch ursprünglichere Struktur hervor, sondern es wird anstelle eines hochspezialisierten Körperteiles durch Fehlorganisation eine andere, ebenso spezialisierte Struktur differenziert, die in allen Einzelheiten völlig artspezifisch ist. Dass bei *aristapedia* ein segmentierter Körperanhang in einen anderen, ebenfalls segmentierten, umgewandelt wird, weist eher auf ein gemeinsames Prinzip in der Morphogenese dieser beiden Organe, als auf eine Homologie der Organe selbst oder gar deren Segmente. Auch ein nicht segmentiertes Organ wie das Komplexauge kann bei gestörter Morphogenese oder Regeneration zur Bildung segmentierter Strukturen veranlasst werden. Gute Beispiele hierzu sind unter den homoeotischen *Drosophila*-Mutanten *proboscipedia*, sowie abdominale Beine bei *bithorax*.

Da jede Zelle über den gesamten Genbestand verfügt, wären a priori auch beliebige andere Gewebe zu homoeotischen Fehlleistungen befähigt. Es ist klar, dass eine ganze Reihe morphogenetisch wichtiger Faktoren wie Reifegrad (Determinationszustand, Kompetenz), Raumverhältnisse und Wechselwirkungen im Gewebeverband, oder Wachstums- und Teilungsrhythmus, und hormonale Einflüsse, eine entscheidende Rolle spielen können im abweichenden wie im normalen morphogenetischen Geschehen. Wenn also wie im Falle der homoeotischen Mutation eine einzelne bestimmte Anlage in ganz spezifischer Weise abweichend reagiert, wäre im Prinzip eine Möglichkeit zum Aufdecken der Bedeutung und Wirkungsweise einzelner dieser Faktoren gegeben.

Exzessive Bildungen (Warzen, Auswüchse) des dritten Antennengliedes wurden bei *ss^{Ar}* (LE CALVEZ 1948), *ss^a* (ANDERS 1955) und bei *aristapedia*-Phaenokopien (BODENSTEIN UND ABDEL MALEK 1949) beschrieben. Alle diese Auswüchse sind sofort als Beinstrukturen anzusprechen, da die Mehrzahl der darauf ausgebildeten Borsten typische, mit Nebenhaaren (bracts, HANNAH-ALAVA 1958a) versehene Beinborsten sind. Nur ist es meist unmöglich, diese Strukturen einer bestimmten Region eines Beines zuzuordnen. In

der Literatur sind auch vollständige Antennenbeine abgebildet, so dass anzunehmen ist, dass bestimmte ss^a -Allele bei starker Expressivität auch die weiteren Antennenglieder morphogenetisch beeinflussen.

Die meisten der beschriebenen ss -Allele sind rezessiv, und es wurden darunter keine chromosomalen Strukturänderungen registriert. Von den fünf, in neuerer Zeit gefundenen dominanten Formen bei *D. melanogaster* zeigen alle, soweit untersucht, chromosomale Abweichungen. Die dominante, homozygot letale Inversion In (3R (84A5—92A5)) ss^{Ar} von LE CALVEZ (1948) weist ein gegenüber den rezessiven ss^a -Allelen stark erweitertes pleiotropes Wirkungsmuster auf, indem auch die Kopfkapsel missgebildet und die Flügelhaltung verändert ist. Bei den höheren Expressivitätsgraden zeigen die am dritten Antennenglied entstehenden Auswüchse Borstenkonfigurationen, die man als wahrscheinlich zur Tibia gehörend erkennen kann. Die kleinere, ebenfalls homozygot letale ss^4 -Mutante von Falk (1963) scheint in ihrem Wirkungsmuster nicht wesentlich über das der rezessiven ss^a -Allele hinauszugehen. Die Bruchstellen dieser Inversion wurden bei 83F und 86C lokalisiert durch N. Ben-Zeev. LEWIS (1959) berichtet über zwei dominante Mutationen, *Antennapedia-Bacon* und *Antennapedia-Yu*, welche auch weitere Antennenglieder erfassen und Umwandlung in fast vollständige Beine (Coxa, Femur, Tibia, Tarsus) erwirken können. Die letztere ist eine komplizierte Strukturmutation. Eine der 4 Bruchstellen liegt nach Angaben von Yu im Abschnitt 83E oder F. Bei der erstgenannten handelt es sich um eine kleine Inversion mit Bruchstellen in 84A und 85E (LEWIS). Diese Mutante ist schwächer in ihren phaenotypischen Auswirkungen. Bei einer weiteren dominanten Form, welche mit hoher Penetranz und Expressivität die Antenne in ein weitgehend vollständiges Bein zu transformieren scheint (GEHRING, persönliche Mitteilung), ist über eine allfällige chromosomale Strukturänderung noch nichts bekannt.

Aus den zytologischen Angaben geht übereinstimmend hervor, dass eine der Bruchstellen, und somit sehr wahrscheinlich der mutante Locus, im Gebiet 83F-84A liegen muss. Ob es sich zytologisch um ein und dieselbe Bruchstelle handelt, oder ob verschiedene Brüche in unmittelbarer Nähe des Locus einen ähnlichen Effekt haben können, bleibt eine offene Frage.

Bei *D. hydei* wurde eine rezessive *spineless-aristapedia*-Mutante durch SPENCER (1949) gefunden und als homolog zum *ss^a* verschiedener anderer Arten beschrieben. Die vorliegende Beschreibung betrifft eine neue, strahleninduzierte dominante Mutante. Allelie dieser Mutante mit *ss^a* von SPENCER konnte nicht festgestellt werden, da *ss^a* nicht mehr vorhanden ist. Angesichts des ausgesprochen spezifischen homoeotischen Wirkungsmusters ist jedoch kaum zu bezweifeln, dass es sich um denselben Locus oder Komplexlocus handelt, so dass die Bezeichnung der neuen Mutante als ein *ss*-Allel gerechtfertigt erscheint. Da andererseits bei dieser dominanten Mutante die homoeotische Wirkung die ganze Antenne erfasst in auffälligem Gegensatz zu den meisten „aristapedia“-Mutanten, schlagen wir als Bezeichnung vor: *spineless-Antennapedia* (*ss^{Anp}*), im folgenden meist abgekürzt als *Anp*.

MATERIAL

In der F_1 von röntgenbestrahlten Männchen des Stammes *D. hydei* wild Wageningen (60 KV, 3mA, 6 cm Abstand, 380 r/min, Dosis ca. 10 000 r) wurde im November 1955 ein Männchen mit Antennenmissbildungen gefunden. In der Folge wurde die dominante, homozygot letale Mutation *ss^{Anp}* balanciert mit den dominanten, homozygot letalen Mutationen *Spaltthorax²*, *Kerbflügel* und *Delta¹*, die derselben Kopplungsgruppe, Chromosom 2, angehören. Dieser Stamm, *ss^{Anp}/Sp²*, *Kf*, *DI¹*, ist nicht ganz vollständig balanciert, da in kleinen Prozentsätzen Rekombination auftritt. Weiter wurde *ss^{Anp}* über *scarlet* (*st*) als Marker heterozygot weitergeführt, um Daten über die Vitalität zu gewinnen. Abgesehen von den unten erwähnten Temperaturversuchen, wurden die Fliegen auf *melanogaster*-Standardfutter bei Zimmertemperatur oder bei 25° C gezüchtet, zum Teil wurde mit frischer Hefe und Zucker nachgefüttert.

LOKALISATION VON *ss^{Anp}*

Anp ist gekoppelt mit den Mutanden *veinlet*, *Spaltthorax²*, *Kerbflügel*, *Delta¹*, *peach*, *scarlet* und *ebony*. Die zytologische Analyse der Speicheldrüsenchromosomen (Abb. 1) zeigte weiter eine Koppelung von *Anp* mit einer invertierten Transposition im 2. Chromosom.

Das Segment 22D1—26D4 ist invers bei 34A1 eingesetzt (*Berendes* 1962, Beschreibung unter der Bezeichnung „*Ar*“). *Anp* scheint



ABB. 1.

Teilstück des 2. Chromosoms von *D. hydei* mit der inversen Transposition *Anp*, aus der Speicheldrüse einer heterozygoten Larve. Orcein-Essigsäure-Quetschpräparat, $\times 1800$

untrennbar mit dieser Aberration verbunden. Als Locus von *ss*^{*Anp*} kommt eine der drei Bruchstellen in Frage.

Crossing-over mit *Dl*¹ beträgt etwa 0,6%, mit *Sp*² 1,5% und mit *st* 38%, wobei *st* wahrscheinlich nahe beim distalen Ende lokalisiert ist, und das Rearrangement eine Position in der proximalen Hälfte des Chromosoms zwischen *Dl*¹ rechts von 34A und *Sp*² links von 22D einnimmt (siehe Abb. 2). *Kf* ist eng gekoppelt mit *Dl*¹, und Austausch zwischen *Anp* und *Kf* kommt selten vor, doch können zahlenmässige Angaben vorläufig nicht gemacht werden wegen der stark variablen Penetranz des letzteren Faktors.

PHÄNOTYP VON *Anp*

Anp zeigt in Zuchten bei 25° C ein reichhaltiges Manifestationsmuster, von dem die Aufnahmen *a—e*, *g*, *i*, *k* der Tafel einen Ein-

druck geben. Ausser der Transformation der Antenne in Beinstrukturen ist oft eine starke Deformation der Kopfkapsel auffällig (*d*, *e*). Da sich *Anp* oft nur in einer Kopfhälfte oder aber auf beiden Seiten

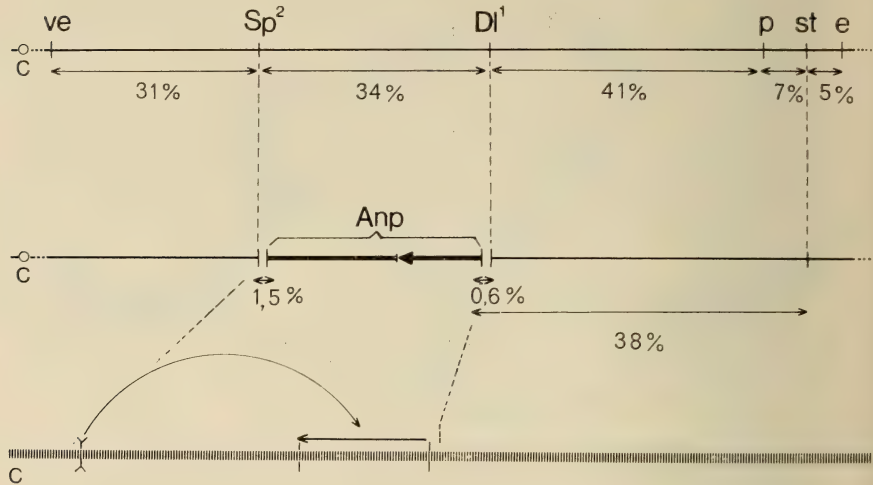


ABB. 2.

Schema des 2. Chromosoms von *D. hydei*. Proximales Ende links, C = Centromer.

Oben: Austauschwerte zwischen *veinlet* (*ve*), *Spaltthorax*² (*Sp*²), *Delta*¹ (*Dl*¹), *peach* (*p*), *scarlet* (*st*), und *ebony* (*e*).

Mitte: Austauschwerte zwischen *Anp* und drei der obengenannten Faktoren, *Sp*², *Dl*¹, *st*.

Unten: Lage der drei Bruchstellen im Speicheldrüsenchromosom. Die Länge des transponierten Stückes beträgt etwa 15% der Gesamtlänge. Auffällig ist der hohe Austauschwert zwischen *Sp*², das proximal von der ersten Bruchstelle liegen muss, und *ve*, bei einer zytologischen Länge dieses Intervalles von höchstens etwa 8% der Gesamtlänge des Chromosoms.

mit verschiedener Expressivität manifestiert, sind solche Köpfe sehr asymmetrisch gebaut. Diese Kopfdeformation betrifft vorwiegend die Region zwischen Antenne und Auge (*d*, *e*), welche dann mehr Platz zu beanspruchen scheint. Damit zusammenhängend werden die Vibrissae-Borsten von ihrem Platz unterhalb der Antenne verdrängt, sie stehen in falscher Richtung (*a*), oder sind reduziert (*d*). Oft ist diese Region zu einem Wulst aufgefalt, auf dem Extraborsten den Vibrissae entgegengerichtet stehen (*c*). Weiter äussert sich diese Deformation in einer Reduktion der Fazettenaugen, indem der mesiale Augenrand seitwärts verschoben

wird (*d, e*). Die Wölbung des Auges wird dadurch verändert, und oft treten auch Falten im Auge auf (*e*). Die Formveränderung der Augen scheint passiver Art zu sein. Auch die Frontalregion oberhalb der Antennalforamina ist gelegentlich missgebildet, was sich vorwiegend in einer veränderten Stellung der Frontal- und Frontoorbitalborsten äussert. Die Maxillarpalpen können ebenfalls eine abweichende Form annehmen (*a*), oder reduziert sein (*d*).

Die Transformation der Antennen selbst zeigt eine verwirrende Vielfalt verschiedenster Umbildungsgrade. Bei schwächster Expressivität ist die Arista normal. Höchstens ist ihre Basis (Segment 4,5) etwas aufgeschwollen, gelegentlich auch einseitig in eine Unguis-ähnliche Struktur verwandelt. Das dritte Antennensegment ist nur leicht deformiert. Es trägt gelegentlich an seinem proximalen Ende, meist auf der aristalen Seite, einen schlanken ungegliederten Auswuchs. Dieser ist besetzt mit typischen Beinborsten, welche an ihrer Basis mit je einem körperwärts gelegenen Basisstachel („bract“, siehe HANNAH-ALAVA 1958 *a*) versehen sind. Oft treten solche Borsten auch in einem Feld proximal von der Insertionsstelle der Arista am dritten Antennenglied auf. Seltener sind ähnliche Borstenfelder auf der abaristalen Seite des dritten Antennensegmentes zu finden. Diese antennalen Beinstrukturen mit bestimmten Beinregionen zu analogisieren, ist bei diesem Grad der Expressivität noch nicht möglich.

Bei extremster Transformation ist der grösste Teil der Antenne umgewandelt in ein nahezu vollkommenes Bein, das einem normalen Thorakalbein kaum an Grösse nachsteht (*g*). Deutlich ist die Gliederung in Femur, Tibia und Tarsus zu erkennen. Vom Kopftarsus ist meist das erste Segment (Metatarsus) gut differenziert. Ein weiteres Glied zeigt noch deutliche Tarsenstruktur, mündet jedoch distal in eine Arista aus (*e, g*, siehe auch Abb. 4). Seltener ist der Tarsus auch vollkommener differenziert, er endet dann mit einem Praetarsus, der nur eine Klaue trägt, wenn unvollständig ausgebildet (*b*), oder aber auch alle typischen Praetarsusstrukturen mit Unguis, Empodium, Pulvillus, etc., aufweist (*a, k*). Beinahe vollständige Tarsen sind bei *Anp* eher selten. In solchen Fällen unterscheiden sich die einzelnen Tarsensegmente in ihrer äusseren Morphologie in keiner Weise von den entsprechenden Gliedern normaler Thorakalbeine.

Die Kopftibia ist mit je einem gut differenzierten Gelenk von Femur und Tarsus abgesetzt (*b*, *g*, sowie Abb. 4). Sie ist auch gut in diesen Gelenken gegen die benachbarten Segmente passiv bewegbar. Die Borsten sind gut entwickelt und in Reihen ausgerichtet. Auf Grund einiger typischer Borstenkonfigurationen lässt sich die Kopftibia als vollkommene Nachbildung einer Tibia des mittleren Thorakalbeines identifizieren.

Die drei Thorakalbeine unterscheiden sich in ihrer Chaetotaxie. Isolierte Beinglieder lassen sich ebenso wie bei *D. melanogaster* ohne Schwierigkeiten auf Grund ihrer Form und ihres Borstenmusters identifizieren. Abgesehen von verschiedenen Differenzen stimmen die Borstenmuster bei *D. hydei* gut mit den Angaben von HANNAH-ALAVA (1958 *a*) bei *D. melanogaster* überein. Es sei deshalb nur an einige auffällige Unterschiede in der Chaetotaxie der drei Beinpaare erinnert. Im Gegensatz zum mittleren (*f*) weisen das erste und das dritte Bein Transversalreihen von Borsten am Metatarsus (ein Geschlechtsskamm fehlt bei *D. hydei*) und an der Tibia auf (*h*), die jedoch für die beiden Beinpaare verschiedene Längsreihen umfassen. Die distalen Tibienenden sind durch lange Apical- und Praeapicalborsten ohne Basisstacheln (bracts) gekennzeichnet. Am dritten Beinpaar ist die Apicalborste in die Transversalreihe

Beispiele der homoeotischen Missbildungen bei der Mutante *Anp* von *Drosophila hydei* (Makroaufnahmen, Leitz Summar 42 mm, Ringblitz).

a) Vorderansicht eines Kopfes mit beiderseits hochgradiger Umwandlung der Antennen zeigt Beine in posteroventraler Ansicht. Das rechte Kopfbein lässt am proximalen Femurende einen Rest des 2. Antennensegmentes mit einer langen Borste erkennen. — *b*) Ventralansicht mit links und rechts sehr verschiedener Expressivität. — *c*) Seitenansicht mit einer „Coxa“ mit langer Borste zwischen Auge und Antenne. Vibrissae vollzählig bei geringer Reduktion der Wange. — *d*) Frontalansicht. Starke Deformation von Wange und Praefrons. Unterhalb der normalen Antenne der stark reduzierte rechte Maxillarpalpus. — *e*) Dorsalansicht einer deformierten Kopfkapsel zeigt veränderte Kurvatur und Faltenbildung der Fazettenaugen. — *f*, *h*) Anterio-ventrale Ansicht je eines linken Meso- und Prothorakalbeines mit Coxa, Trochanter, Femur und Tibia. — *g*) Antennenbein in gleicher Orientierung. Man beachte die Ähnlichkeit der Tibien von *f* und *g*, vor allem die Apicalborstengruppe am distalen Ende. — *i*) Linke Antenne des Kopfes (*e*) fronto-abaristal gesehen. Von links nach rechts: erstes, reduziertes zweites, deformiertes drittes Antennensegment, Tibia-Femur-Auswuchs. — *k*) Eine rechte Antenne frontal-abaristal. Vier distale Tarsensegmente an Stelle der Arista, dorsale Tibia- und Femurstrukturen. Eine Verdrehung und Abknickung der Längsachse gegenüber ihrer ursprünglichen Stellung ist deutlich zu sehen.



mit einbezogen, an den beiden anderen sind sowohl Praeapical- wie Apicalborste deutlich. Die Apicalborste der mittleren Tibia (*f*) steht in einer auffälligen Borstengruppe („spurs“). Es sind 5—6 kurze dicke Borsten mit Basisstacheln, welche die Apicalborste proximal in Form eines Winkels umgeben. Eine Abbildung dieser Borstengruppe gibt HANNAH-ALAVA. Die erste Tibia unterscheidet sich ausser in der Chaetotaxie auch in ihrer Grösse deutlich von zweiten und dritten Tibien. Die proximalen Tibienenden sind nicht durch bestimmte Borstengruppen markiert.

Das Femur des ersten Beines ist erkennbar an seiner Form und Dimension, sowie am Borstenmuster, das durch sehr lange Borsten auffällt (*h*). Das zweite und das dritte Femur sind weniger auffällig charakterisiert und unterscheiden sich nur sehr wenig. Trochanter und Coxa weisen wieder für jedes Beinpaar typische Formen und Borstenmuster auf.

Form und Borstenmuster, vor allem die Apicalborstengruppe, wie auch das Fehlen von Transversalreihen, lassen also die Kopftibia als Duplikat einer mesothorakalen Tibia erscheinen (*g*). Das Femur des Kopfbeines (*g*) lässt sich weniger deutlich einem bestimmten Thorakalbein zuordnen. Die für das erste Beinpaar charakteristischen langen Borsten (*h*) sind nicht vorhanden, so dass auch hier eher ein mesothorakales Strukturmuster vorzuliegen scheint. Damit würde auch die Beobachtung übereinstimmen, dass bei *Antennapedia*-Mutanten von *D. melanogaster* Antennenfüsse im Männchen keinen Geschlechtskamm haben, ausser in Kombination mit *Polycomb* (LEWIS 1956).

Am proximalen Ende trägt das Kopffemur auf der ventralen Seite meist einen Höcker mit einer sehr langen Borste (*a, d*), eine Reststruktur der abaristalen Seite des zweiten Antennensegmentes, für das eine Gruppe sehr langer Borsten typisch ist. Proximal ist das Femur mit dem ringförmigen ersten Antennensegment verwachsen (*a*). Dieses ist deformiert und seinerseits mit dem Praefrons verwachsen, wobei das Antennalforamen in Richtung Clypeus stark vergrössert ist. Die dem Postfrons zugewandte Seite des ersten Antennensegmentes ist dagegen normal differenziert und trägt den dazugehörenden Kranz kleiner Borsten.

Die dorsoventrale Orientierung des Beines am Kopfe ist in *a* und *b* ersichtlich; die dorsale Seite des Femur-Tibia-Gelenkes steht auf der aristalen Seite der Antenne.

Die mannigfaltigen antennalen Beinstrukturen der mittleren Expressivitätsgrade lassen sich nun auf Grund der an gut ausdifferenzierten Antennenbeinen erlangten Orientierung zum grossen Teil interpretieren. Beispielsweise zeigt Abb. *k* der Tafel ausser einem gut differenzierten Tarsus noch einen Auswuchs auf der aristalen Seite des 2. und 3. Antennensegmentes, der offenbar der dorsalen Hälfte von Tibia und Femur entspricht. Hier ist von der Tibia nur das dorsale proximale, vom Femur nur ein distales, ebenfalls dorsales Endstück gebildet. Die dazugehörigen ventralen Hälften sind nicht differenziert. Beide dorsalen Stücke sind also miteinander zu einem zylindrischen Gebilde verwachsen. Das Femur-Tibia-Gelenk ist als dünne Rinne angedeutet. Die langen, dorsalen Femurborsten, die das Gelenk beschützen (Abb. 4 *d*), sind nur zum Teil vorhanden. Die für die Tibia charakteristische distale Borstengruppierung (siehe oben) ist nicht zu finden, da das distale Ende der Tibia nicht gebildet ist. In solchen Fällen einer Femur-Tibia-Gelenkbildung kann die Arista mit ihrem basalen Teil sowie die aristanahe Fläche des dritten Antennengliedes auch völlig normal differenziert sein.

Oft ist nicht das proximale, sondern das distale Ende der Tibia differenziert, erkennbar an Praeapicalborste und Apicalborste mit „spurs“. In diesen Fällen ist auch immer ein Stück Tarsus vorhanden, das meist in einer Arista endet. Diese Tarsusstruktur ist sehr dicht mit Borsten besetzt und bildet zusammen mit der Tibiastruktur die aristale Seite des dritten Antennensegmentes. Die abaristale Seite dieses Segmentes ist einigermassen normal ausgebildet und besetzt mit den verschiedenen Typen von Sinneshaaren. Solche Antennen stellen meist kompliziert verdrehte und verwachsene Gebilde dar (*i*).

Für die Analyse der verschiedenen Stadien von Missbildung der Arista allein sei auf die Arbeiten von LE CALVEZ (1948), ROBERTS (1963) und ANDERS (1955) verwiesen. Unser Material entspricht durchaus jenen Beschreibungen.

Den bisher erwähnten gut interpretierbaren Antennentransformationen stehen jene Antennen mit geringer Expressivität von *Anp* gegenüber, die völlig unspezifische, schwach chitinierte bläschen- bis fadenförmige Auswüchse tragen. Solche Palpen stellen jedoch immer Beinstrukturen dar, da sie typische Beinborsten mit Basisstacheln tragen. Diese Auswüchse entstehen nur

am dritten Antennenglied und stehen dann vorzugsweise auf der distalen Seite der Aristainsertionsstelle, also eigentlich auf der abaristalen Seite dieses Antennensegmentes. Auswüchse der aristalen Seite proximal zwischen Arista und Antennensegment 2 sind meist stärker chitiniert, und die Borsten bilden Reihen, sie geben gesamthaft den Eindruck einer besseren Organisation. Sie stellen zweifellos bestimmte, wenn auch sehr unvollkommen organisierte Strukturen von Tarsus, Tibia, Femur dar, obwohl wir sie mangels Charakteristika oft nicht als solche identifizieren können.

Zwischen den oben beschriebenen Formen der Transformation von Antennen in Beinstruktur gibt es alle Übergänge und Kombinationen, zusammen mit den übrigen Deformationen der Kopfkapsel. Bei schwächerer Expressivität ist von den identifizierbaren Beinbildungen entweder Tarsus-, oder Tarsen- und Tibia-, oder Tibia- und Femurstruktur vorhanden, bei stärkster Expressivität in mehr oder weniger vollkommener Weise alle drei genannten Teile eines Beines. Dabei bieten das distale Ende (Arista) und das proximale Ende (siehe unten) den stärksten Widerstand gegen homoeotische Umwandlung. Mit zunehmend besserer Ausdifferenzierung der Kopfbeinelemente geht eine stärkere Reduktion der Antennenelemente einher: Tarsenstruktur entwickelt sich auf Kosten der Aristasegmente und des angrenzenden Gebietes auf dem dritten Antennensegment, Tibia und Femur beanspruchen das übrige Material dieses Antennengliedes sowie vom zweiten alles bis auf einen kleinen abaristalen Rest. Das Femur erfasst ausserdem das erste Antennensegment, ohne es allerdings soweit zu deformieren, dass es nicht mehr erkennbar wäre.

Auch bei stärkster Kopfbeinausbildung ist nie eine Trochanter- oder Coxa- ähnliche Struktur in proximaler Fortsetzung des Femurs zu bemerken. Charakteristisch für den Trochanter des mittleren Beines ist eine lange Borste ohne Basisstachel auf der dorsalen Seite. Man ist versucht, die grosse Borste, die auf einem Höcker ventral am Kopffemur steht (*a* in der Tafel, *d* in Abb. 4), als Trochanterelement anzusehen, doch dürfte deren Interpretation als abaristaler Rest des zweiten Antennengliedes eher zutreffen. In diesem Zusammenhang gewinnt der oben erwähnte, mit ein bis zwei grossen und einigen kleineren Borsten versehene Wulst zwischen Antenne und Auge (*c*) an Interesse. Es kann sich dabei nicht um eine von der Vibrissenregion abgetrennte Struktur mit

einer der grossen Vibrissae handeln, da gleichzeitig, wie in Abb. c der Tafel, die ganze Region mit allen zugehörigen Vibrissae voll ausgebildet sein kann. Die eine grosse Borste, die in der Abbildung erkennbar ist, steht den Vibrissae entgegengerichtet. Ihre Orientierung zum allfällig gebildeten Antennenbein ist schwierig festzustellen. Sie weist aber offensichtlich in Relation zum Kopfbein von dorsal nach ventral und kreuzt das Femur auf seiner anterioren Seite, wie das auf Abb. f für die langen Borsten der Coxa eines mittleren Thorakalbeines sichtbar ist. Es ist naheliegend, diesen Wulst, der seine Herkunft nicht von Antennenmaterial ableitet, als Coxastruktur zu interpretieren. Gegen Trochanter spricht das gelegentliche Vorkommen zweier langer Borsten, sowie die Grösse dieser Borsten. Dagegen liesse sich diese Struktur vielleicht auch als Teil des Sternopleuriten ansprechen. Die Sternopleuritborsten sind die grössten Borsten bei *D. hydei*, die auf dem neugebildeten Wulst stehenden überschreiten jedoch nie die Dimension von Coxaborsten.

Wie oben vermerkt, lassen sich gut ausgebildete Antennenbeine vor allem im Femur-Tibia-Gelenk bewegen. Beim Kopfputzen bewegt die Fliege auch selbst mit ihrem ersten Beinpaar dieses Gelenk. Spontanbewegungen der Extremitäten, wie sie beim Abklingen der Narkose geschehen, wurden beim Antennenbein nicht bemerkt. Die Häufigkeit des Putzens lässt vermuten, dass das Antennenbein als Fremdkörper empfunden wird. Muskelfärbungsversuche mit Cresylechtviolett an Ganzpräparaten von Thorakal- und gut ausdifferenzierten Antennenbeinen ergaben, dass die im Femur gelegenen, für die Bewegung der Tibia verantwortlichen Muskeln (1 Levator und 2 Depressoren) im Antennenfemur nicht differenziert sind. An Stelle dieser Muskeln bestehen nur ein stärker färbbarer dünner Gewebelängsstrang und einige stark gefärbte Gewebeinseln. Hingegen ist die Muskulatur für das zweite Antennensegment im erhalten gebliebenen Teil des ersten Antennensegmentes von Kopfbeinen gut differenziert. Versuche, eine Innervation des Antennenbeines am Totalpräparat nachzuweisen, hatten keinen Erfolg. Vermutlich wird das homoeotische Organ nicht innerviert, wodurch auch die Differenzierung der Muskulatur unterbleibt.

Die morphogenetische Wirkung von *Anp* beschränkt sich im allgemeinen ausschliesslich auf den Kopf. Bemerkenswert ist, dass

bei tausenden Fliegen aus verschiedenen *Anp*-Stämmen und Auskreuzungen keine Spur der für *spineless* kennzeichnenden Tarsenabweichungen der Thorakalbeine zu sehen war, bis in einer der temperaturbehandelten Zuchten, jedoch ohne ersichtlichen Zusammenhang mit der Behandlung, Fliegen mit typischen Tarsusabweichungen zum Vorschein kamen.

PENETRANZ- VITALITÄT- EXPRESSIVITÄT

Im balancierten *Anp*-Stamm ist die Penetranz des Merkmals unvollständig, variabel und deutlich temperaturabhängig. Der Einfluss der Zuchttemperatur wurde näher geprüft mit einem Stamm *Anp*/+, wobei nach Auskreuzung mit *st/st* die F_1 *Anp/st* Männchen mit *st/st* Weibchen zurückgekreuzt wurden. Da kein

TABELLE 1

Penetranz- und Vitalitätsunterschiede unter den Nachkommen einer Rückkreuzung Anp/st × st/st bei verschiedenen Aufzuchttemperaturen.

Eiablage und Embryonalentwicklung bei 25° C, weitere Entwicklung bei den genannten Aufzuchttemperaturen.

Aufzucht- temperatur (± 1° C)	Anzahl Fliegen	Prozent ♂♂ vom Genotyp <i>st</i> <i>Anp</i>	% <i>Anp</i> (Genotyp)	Penetranz <i>Anp</i> (%)	Vitalität <i>Anp</i> (%)*
15° C ♂+♀	578 637	45 50 — —	50 45	12 7	99 81
18° C ♂+♀	957 1045	47 48	44 43	48 39	78 75
22° C ♂+♀	1590 1708	50 46	44 48	71 68	77 91
25° C ♂+♀	1500 1665	50 43	34 40	95 97	52 67
28° C ♂+♀	1396 1638	50 36	22 33	94 95	28 49
31° C	Temperatur letal, vorwiegend spätlarval und pupal, oft schlüpfreife Imagines beider Genotypen				

* Bezogen auf Anzahl *st*-Geschwister vom gleichen Geschlecht.

crossing-over stattfindet in den Männchen, kann an der Nachkommenschaft dieser Rückkreuzung gleichzeitig die relative Vitalität der *Anp*-Heterozygoten abgelesen werden. Die Eiablage erfolgte stets bei 25° C. Anschliessend erfolgte die Aufzucht bis zum Schlüpfen der Imago in Flaschen bei 6 verschiedenen Temperaturen (Tabelle 1 und Abb. 3).

Die Penetranz steigt von etwa 10% bei 15° C bis 95% bei 25° C und scheint bei höheren Temperaturen konstant zu bleiben (bei 31° C gibt es bei unseren Stämmen von *D. hydei* keine Überlebenden). Gleichzeitig nimmt die relative Vitalität der *Anp*-Heterozygoten ab. Ein Geschlechtsunterschied in der Penetranz scheint kaum zu bestehen, dagegen ist die Sterblichkeit der Männchen während der Entwicklung bei höheren Temperaturen gegenüber derjenigen der Weibchen erhöht. Bei 15° C sieht man dagegen einen Vitalitätsunterschied in umgekehrter Richtung.

Die nicht überlebenden *Anp*-Heterozygoten sterben zum Teil während der Metamorphose, zum Teil in einem früheren Stadium. Abgestorbene Puppen findet man in allen Stadien der Metamorphose, so dass anzunehmen ist, dass auch die Sterblichkeit vor der Verpuppung nicht in einem bestimmten Stadium gehäuft vorkommt. Bei niedriger Temperatur überwiegt die pupale Letalität, wobei sehr oft die Metamorphose vollständig ist. Sektion zeigt *Anp*-Tiere aller Grade der Merkmalsausbildung, mit Häufigkeiten, die kaum abweichen von denjenigen der überlebenden Geschwister.

Um den Einfluss der Aufzuchttemperatur auf die Expressivität quantitativ abschätzen zu können, sollten die Umbildungen der Antenne in verschiedene Expressivitätsstufen klassifizierbar sein. Dies setzt eine kontinuierliche Grössenzunahme der gebildeten Strukturen voraus, was sich aus unserem Material nicht ohne Vorbehalt herauslesen lässt. Es wurde deshalb versucht, die Wirkung von *Anp* in einer Deformation einerseits und einer Differentiation andererseits der verschiedenen Kopfteile zu erfassen. Zur Analyse gelangten je 50 zufällig gewählte Fliegenköpfe vom *Anp*-Genotyp aus Aufzuchttemperatur 25° C und 18° C. Jede Kopfseite wurde für sich beurteilt (Tab. 2). Die Zahlen geben lediglich Auskunft über die Häufigkeit, mit der verschiedene Strukturen durch die Genwirkung betroffen werden, nicht über den Umfang der Reduktion beziehungsweise Umformung (Differentiation). Doch vermitteln sie einen Eindruck über den Einfluss

der Aufzuchttemperatur auch auf die Expressivität. Dabei bestätigt sich ein auf Grund subjektiver Klassifikation in Expressi-

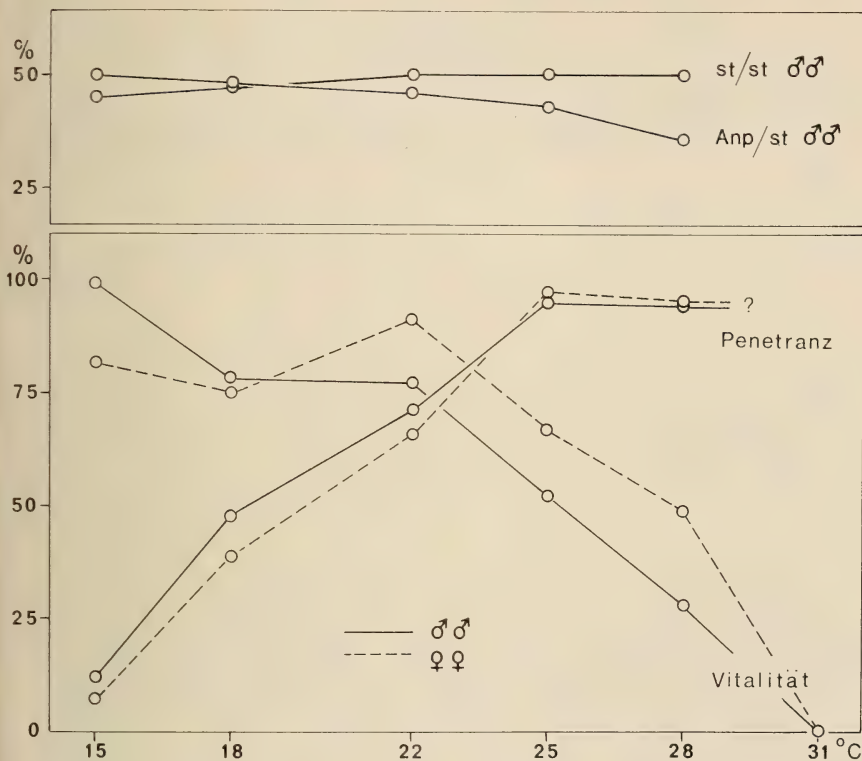


ABB. 3.

Penetranz und Vitalität (bezogen auf Anp^+ -Geschwister vom selben Geschlecht) bei Anp -Heterozygoten in Abhängigkeit von der Temperatur. Eiblage und Embryonalentwicklung bei 25°C, Nachkommen einer Rückkreuzung $st/st \times Anp/st$. Oben: Geschlechtsverhältnis in den zwei Genotypen, ausgedrückt als % ♂♂.

vitätsstufen gewonnener Eindruck, dass bei höherer Temperatur mit der Penetranz auch die Expressivität von Anp zunimmt.

Bei 25°C fällt im Vergleich zu 18°C (Tab. 2) eine vermehrte Praetarsen-Differenzierung, erwartungsgemäss mit gleichzeitiger Deformation der Arista, auf, sowie eine grössere Empfindlichkeit der Maxillarpalpen. Die übrigen erfassten Strukturen reagieren

etwa gleichmässig auf den Temperaturunterschied, mit Ausnahme der „Coxa“. Coxa-artige Differenzierungen sind weitaus häufiger bei tiefer Temperatur.

TABELLE 2

Prozentuale Verteilung der Deformationen verschiedener Kopfteile und der Differenzierungen von Beinstrukturen in einem Muster von je 100 Kopfseiten (50 ♂♂) bei Aufzuchttemperaturen von 18° C und 25° C.

Es wurden nur Fliegenköpfe mit mindestens einer Veränderung analysiert.

Deformationen (%)			Differenzierungen (%)		
	25° C	18° C		25° C	18° C
Praefrons u. Gena	80	52	Auswüchse		
Auge	73	47	unbestimmter Art	64	40
Maxillenpalpus	14	2	Coxa-Strukturen	1	12
2. Antennensegment	65	38	Femur- "	14	7
3. Antennensegment	52	35	Tibia- "	18	5
Arista	31	8	Tarsus- "	16	2
			Praetarsus mit Unguis	11	0

In den genannten Temperaturversuchen hatte die Embryonalentwicklung stets bei 25° C stattgefunden. Wenn *Anp*-Tiere während der gesamten Entwicklung, oder nur im Embryonalstadium oder im Puppenstadium, verschiedenen Temperaturen ausgesetzt werden, erhält man ein ähnliches Bild. Temperaturempfindlich scheint hauptsächlich die spätere Larvenentwicklung zu sein. Doch sind die Ergebnisse dieser vorläufigen Versuche deshalb unsicher, weil der balancierte *Anp*-Stamm gebraucht wurde, und somit der Einfluss der stark temperaturabhängigen Vitalität nicht beurteilt werden konnte. Bei *D. melanogaster* scheint eine andere Temperaturabhängigkeit zu bestehen (VILLEE 1943).

Die Möglichkeit einer gezielten Beeinflussung der morphogenetischen Abweichungen von *Anp* wäre ein nützliches Hilfsmittel bei der entwicklungsphysiologischen Analyse. Einige Versuche mit Temperaturschock-Behandlung bestimmter Stadien und willkürlich gewählten Futterzusätzen während der gesamten Entwicklung sind in Tab. 3 zusammengefasst. Die Ergebnisse waren im allgemeinen negativ, wobei im Besonderen ein starker Abfall der Penetranz wie auch der Expressivität mit Bromuracil auffällt.

TABELLE 3

Beeinflussung der Expressivität durch Hitzeschock (5-7 min bei 38° C, Aufzucht bei 25° C), Kaliumacetat (0,5-1% im Futter) und 5-Bromuracil (0,1 mg/cc Futter) während der gesamten Larvenentwicklung bei 25° C.

Verwendet wurde ein balancierter Stamm mit 4 dominanten Faktoren (ss^{Anp}/Sp^2 , Kf, DI^1), bei welchem eine allgemeine Letalität während der Entwicklung bis und mit 1. Imaginaltag von 40-50% bei 25° C normal ist.

Behandlung	Anzahl	Überleb.	% let. Puppen	Prozent Fliegen in den Expressivitätsstufen				Penetranz (%)
				0	1	2	3	
Hitzeschock		143		8	15	75	3	92
Embryo	200	108	20	19	28	51	2	82
Larve I	150	97	37	25	44	31	0	75
Larve II	60	16	52	25	37	38	0	75
Larve III								
Kaliumacetat		380		16	34	44	1	84
5-Bromuracil		109		59	29	14	0	41

Von den in verschiedenen Stämmen und Kreuzungen mit *Anp* kombinierten anderen Genen beeinflusst keines die Manifestation von *Anp*. Genetische Interaktion (WADDINGTON und CLAYTON 1952, WADDINGTON 1953) wäre hauptsächlich zu erwarten bei Kombination mit solchen Faktoren, die insbesondere die Beine oder die Antennen (eventuell auch andere Kopforgane) abändern. Nur zwei geeignete Mutanten standen zur Verfügung, mit Verkürzung und teilweiser Verschmelzung der Tarsenglieder (*Doorns*), beziehungsweise Reduktion der Augen (*hart*). In beiden Fällen konnte keinerlei Einwirkung auf die Manifestation von *Anp* festgestellt werden.

DISKUSSION

Die hier beschriebene *Antennapedia*-Mutante (*Anp*) von *D. hydei* manifestiert sich in einer homoeotischen Missbildung der Antenne. Bei starker Expressivität sind alle Segmente der Antenne

erfasst und zu einem Bein, bestehend aus Tarsus, Tibia und Femur, transformiert. Als Differenzierungsplan dient dabei das Muster des Mesothoraxbeines. Dies könnte mit einer allgemeinen Dominanz des mesothorakalen Zentrums in frühembryonaler Zeit zusammenhängen, oder mit einem zeitlichen Aufeinanderfolgen der verschiedenen regionalen Tendenzen in allen imaginalen Anlagebereichen. Bei *Anp*-Antennenbeinen fällt weiterhin auf, dass selbst bei starker Ausprägung oft Reste der Arista vorhanden sind, dass anscheinend nie ein Trochanter entsteht, und dass die beobachteten coxaähnlichen Strukturen nicht aus Anlagematerial der Antenne hervorgehen. In allen genannten Eigenschaften besteht wahrscheinlich weitgehende Übereinstimmung zwischen *Anp* und verschiedenen dominanten aristapedia-Mutanten von *D. melanogaster*.

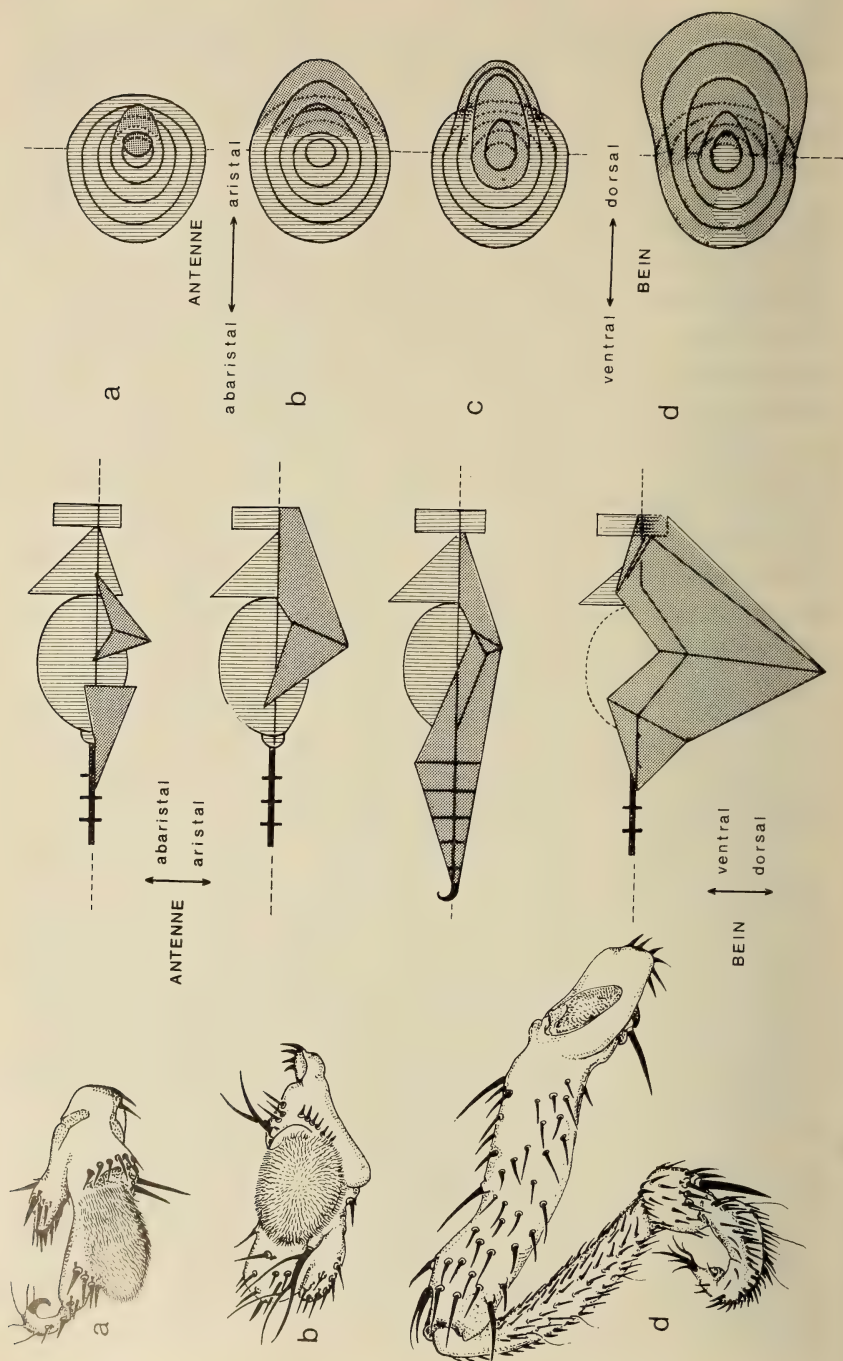
Die Auswirkung der rezessiven *ss^a*-Allele von *D. melanogaster* beschränkt sich im allgemeinen auf die Arista. Alle drei Segmente der Arista werden gleichzeitig in Tarsenstruktur umgewandelt, wobei mit stärkerer Expressivität die Ausbildung von Tarsengliedern vollkommener wird. Ein Differenzierungszentrum oder eine Differenzierungsrichtung im Arista-Tarsus scheint nicht feststellbar. Das Schwergewicht liegt aber weniger bei der Bildung des Praetarsus als bei der Umwandlung der basalen Aristensegmente. Greift die Transformation auf das dritte Antennensegment über, so erfolgt nach ANDERS (1955) die „Tarsalbildung am dritten Antennenglied durch intensive Wachstumsvorgänge an der relativ strukturarmen aristalen Seite des Organs“.

Bei *Anp* lassen sich die Beinbildungen am Kopf als von mehreren unabhängigen Zentren aus erfolgte Differenzierungen interpretieren. Aus der Beschreibung des Phaenotypus ist ersichtlich, dass das Schwergewicht der Transformation bald mehr auf der Grenze zwischen Arista und drittem, in anderen Fällen mehr zwischen dem dritten und zweiten Antennensegment liegt, oder sogar lateral ausserhalb der Basis der Antenne. Wenn wir von unspezifischen, schlecht differenzierten Auswüchsen absehen, ist in erster Linie die aristale Seite der Antenne betroffen, welche eindeutig dorsale Beinstrukturen hervorbringt. Sehr deutlich lässt sich ein Zentrum bei der Bildung des Tibia-Femur-Gelenkes erkennen: am Übergang vom 2. zum 3. Antennenglied wächst auf der aristalen Seite ein Palpus aus, der aus dorsalen proximalen Tibia- und distalen Femurstrukturen zusammengesetzt ist. Bei stärkerer Expressivität

sind die gebildeten Glieder länger. Es wird dann auch ventrale Beinstruktur auf Kosten abaristalen Antennenmaterials differenziert. Es sind hier deutlich Differenzierungsrichtungen festzustellen: von einem dorsalen Grenzpunkt zwischen Tibia und Femur aus erstens dorsal in distaler (Tibia) und proximaler (Femur) Richtung, und zweitens von dorsal nach ventral. Parallel dazu verschwinden Antennenstrukturen fortschreitend von aristaler nach abaristaler Seite. Dasselbe gilt auch von den Fällen mit beschränkter Umwandlung, deren Schwergewicht im Tibia-Tarsus-Gelenk liegt.

Versucht man ein Thorakalbein in dorsale und ventrale Anteile zu scheiden, so erhält man zwei ungleiche Sektoren, der dorsale ist der grössere. Auch bei der Antenne führt eine solche Zweiteilung zu ungleichen Hälften, wobei die kleinere als aristal, die grössere als abaristal bezeichnet werden kann. In einer normalen Bein- oder Antennenanlage bestehen also Wachstumsgefälle von dorsal nach ventral, beziehungsweise von abaristal nach aristal. In einer *Anp*-Antennenanlage verlaufen diese Gefälle in entgegengesetzter Richtung, der schwächsten aristalen Wachstumstendenz steht die stärkste dorsale Beintendenz gegenüber. Diese Modellvorstellung liegt dem Schema in Abb. 4 zugrunde. In der mittleren Kolonne sind einige Expressivitätsstufen in Seitenansicht dargestellt. Rechts davon sind die entsprechenden Anlagezustände auf das Niveau der Antennenimaginalscheibe projiziert. Das Wachstumsgefälle ist durch die Exzentrizität angedeutet.

Modellvorstellungen konkurrierender Wachstumstendenzen illustrieren wohl die Tatsache, dass auf den zwei verschiedenen Entwicklungswegen nach Antenne oder Bein, verschiedene Wachstumsgefälle herrschen (siehe auch BODENSTEIN und ABDEL-MALEK 1949), sie vermögen jedoch weder die Wahl der einzuschlagenden Entwicklungsrichtung noch die Tatsache einer spezifischen, absolut dimensionsgerechten Bildung eines ortsfremden Organteiles zu deuten. HANNAH-ALAVA (1958 *b*) erklärt die Wirkung von homoeotischen Mutationen mit der Annahme einer Veränderung des Vormusters. ROBERTS (1963) kommt dagegen nach Untersuchung von *ss^a*-wild-Mosaiken zum Schluss, dass „the aristapedia alleles control the competence of antennal cells to respond to a prepatter which is more general... resembling the primitive, unspecialized arthropod appendage, a segmented appendage of a definite length“.



Wenn wir unter „Vormuster“ den allgemeinen Plan eines zu bildenden Organes verstehen, auf Grund dessen die Determination der einzelnen Elemente erfolgt, so müsste die *Anp*-Imaginalscheibe über das „Vormuster“ sowohl für Antenne wie für Bein verfügen, wobei auf den beiden alternativen Differenzierungswegen dasselbe Muster einmal als Antenne gelesen, auf dem andern als Bein verstanden wird. Dieses gemeinsame Muster ist demnach äusserst undetailliert, würde z. B. Segmentation bedeuten und wäre somit als eine Aufgliederung der Anlage in Felder zu verstehen. Der Determinationszustand innerhalb der Felder lässt mindestens noch die zwei Differenzierungswege zu Antenne oder Bein offen. Wenn wir dagegen als Vormuster einen endgültigen Plan bezeichnen, innerhalb dessen die einzelne Zelle determiniert wird, dann ist es offensichtlich, dass in verschiedenen grösseren oder kleineren Zellverbänden unabhängig voneinander das eine Vormuster aktiviert oder das andere ausgeschaltet wird.

Die morphologische Analyse der *Anp*-Missbildungen scheint zu ergeben, dass die Zentren solcher Felder nicht die Mitte der späteren Segmente, sondern die Grenze zweier benachbarter Segmente markieren. Die Wahl der noch offenen Entwicklungswege wird durch den Aufbau eines detaillierteren Musters entschieden, indem z. B. allein durch die Determination der Anzahl der noch auszuführenden Mitosen einzelner Zellgruppen die Grösse zukünf-

ABB. 4.

Beispiele verschiedener Expressivitätsgrade von Antennenmissbildungen. Mittlere Kolonne: schematisierte laterale Ansicht der links gezeichneten *Anp*-Bildungen, für c siehe k der Tafel. Die durchgehende Linie trennt aristale Seite von abaristaler der Antenne, beziehungsweise dorsal von ventral bei der Beinstruktur (grau). Rechte Kolonne: entsprechende hypothetische Antennenimaginalanlagen mit den zu Beingewebe determinierten Bezirken (grau). Die Segmentation der Organe ist durch Kreislinien, die Wachstumsgradienten abaristal-aristal, dorsal-ventral durch die Exzentrizität der Kreise angedeutet.

a) Geringe Expressivität mit Umwandlungszentren im Bereich Arista-basis-drittes und drittes-zweites Antennensegment. — b) Differenzierungsschwergewicht bei Femur-Tibia-Gelenk. Die Arista ist nicht, das 1.—3. Antennenglied auf der aristalen Seite von der Transformation erfasst. — c) Gute Differenzierung der vier distalen Tarsenglieder, von Tibia und Femur sind nur dorsale Strukturen gebildet. — d) Starke Expressivität, nur das Ende der Arista und ein kleiner abaristaler Bezirk des zweiten Antennensegmentes sind noch als Antennenstrukturen differenziert. Das erste ist sehr stark deformiert und ist auf der aristalen Seite nicht von der dorsalen Femurstruktur zu unterscheiden.

tiger Organteile festgelegt ist. Solche Wachstumstendenzen sind divergent in Antenne und Bein, und ihre Determination ist bereits Bestandteil einer bestimmten Entwicklungsrichtung. Merkwürdigerweise führt in der falschen Entwicklungsrichtung der weitere Ausbau des Vormusters zu einem „terminal pattern“ (HANNAH-ALAVA 1958 b) eines zweiten Thorakalbeines. Die vom mittleren Beinpaar verschiedene Chaetotaxie des ersten und dritten lässt sich aber vielleicht als weitergehende Spezialisierung des im zweiten Beine vorhandenen Musters verstehen. Das Terminalmuster des Kopfbeines würde nur den Spezialisierungsgrad dieses mittleren Thorakalbeines erreichen, die weitere (evolutionistisch jüngere?) Spezialisierung kann, abgesehen von sekundären sexualspezifischen Sonderstrukturen, nicht in das Terminalmuster aufgenommen werden.

Die Mutante *Anp* scheint grundsätzlich geeignet für eine morphogenetische Analyse, da man in jungen Anlagen lokale Abweichungen in der Wachstumsintensität erwarten kann, und da sich Bein und Antenne in zahlreichen Einzelheiten des Terminalmusters unterscheiden. Die schwankende Manifestation bereitet aber grosse Schwierigkeiten, umso mehr als es bisher nicht gelang, dieselbe experimentell zu beeinflussen. Wichtig, und mit den verfügbaren Mutanten von *D. melanogaster* ausführbar, wäre aber vor allem eine genetische Analyse. Die Gruppe von Mutanten des Typus *aristapedi*-*antennapedi* hat alle Eigentümlichkeiten eines komplexen Locus mit gut definierbaren morphogenetischen Wirkungen, mit dem sich vielleicht die am *bithorax*-Locus entwickelten Modellvorstellungen bestätigen und weiter ausbauen liessen. *Anp* von *D. hydei* ist in diesem Zusammenhang lediglich interessant als Beispiel eines „homologen“ Locus, an dem auch die Möglichkeit einer zytologisch wahrnehmbaren Homologie geprüft werden könnte.

SUMMARY

A new mutant of the *spineless-aristapedi* type in *Drosophila hydei* is described. It is designated as *Anp* (*Antennapedi*). *Anp* is variable in its expression, is dominant, lethal when homozygous, and inseparable from an inverted transposition in the second

chromosome. Expression and penetrance of the mutant increase with higher temperatures, while at the same time viability decreases.

The phenotypic effect of *Anp* consists, apart from various deformations of head parts, of the formation of leg-like structures on, or instead of, the antenna, leading in extreme cases to the differentiation of a nearly complete leg. A trochanter has never been observed, but structures resembling a coxa may originate between antenna and eye. The homoeotic leg has in all cases the appearance of a mesothoracic leg.

The mechanism of homoeotic transformation is discussed in terms of divergent gradients of growth, competing tendencies of differentiation, and prepattern formation.

RIASSUNTO

Gli autori descrivono un nuovo mutante del tipo *spineless-aristapedia* in *Drosophila hydei*, denominato *Anp* (*Antennapedia*). Il mutante *Anp* ha espressività variabile, è dominante, è letale allo stato omozigote, e non è separabile da una trasposizione invertita sul secondo cromosoma. L'espressività e la penetranza del mutante *Anp* aumentano coll' aumentare della temperatura, mentre la vitalità diminuisce.

L'effetto fenotipico del mutante *Anp* si manifesta, oltre che in varie deformità del capo, nella formazione di strutture simili a zampe sull'antenna o al posto dell'antenna, guingendo, in casi estremi, fino alla differenziazione di una zampa quasi completa. La zampa omeotica ha in ogni caso l'aspetto di una zampa mesotracica.

Gli autori discutono il meccanismo della trasformazione omeotica, prendendo in considerazione le ipotesi di gradienti divergenti di crescita, di tendenze competitive di differenziazione, e della formazione di un « prepattern ».

LITERATUR

- ANDERS, G. 1955. *Untersuchungen über das pleiotrope Manifestationsmuster der Mutante lz^{cl} von Drosophila melanogaster*. Z. Vererbungslehre 87: 113-186.

- BERENDES, H. D. 1962. *The salivary gland chromosomes of Drosophila hydei* Sturtevant. *Chromosoma* (Berl.) 14: 195-206.
- BODENSTEIN, D. and A. ABDEL-MALEK. 1949. *The induction of aristapedia by nitrogen mustard in Drosophila virilis*. *J. Exper. Zool.* 111: 95-115.
- BRIDGES, C. B. and K. S. BREHME. 1944. *The mutants of Drosophila melanogaster*. Carnegie Inst. Washington Publ. 552.
- CALVEZ, J. LE. 1948. In (3R) *ss^{Ar}*: *Mutation Aristapedia, hétérozygote dominante, homozygote létale chez Drosophila melanogaster*. *Bull. Biol. France et Belg.* 82: 97-113.
- FALK, E. 1963. *ss^{Ar}, spineless-aristapedia, dominant*. *Drosophila Information Service* 39: 60.
- FINCK, E. v. 1942. *Die Allelenserie des Gens ss bei Drosophila melanogaster*. *Biol. Zbl.* 62: 379-400.
- GEHRING, W. 1964. "*Phenocopies*" produced by 5-fluorouracil. *Drosophila Information Service* 39: 102.
- GOLDSCHMIDT, R. B. and L. K. PITERICK. 1957. *The genetic background of chemically induced phenocopies in Drosophila*. *J. Exper. Zool.* 136: 201-228.
- HANNAH-ALAVA, Aloha. 1958a. *Morphology and chaetotaxy of the legs of Drosophila melanogaster*. *J. Morphol.* 103: 281-310.
- 1958b. *Developmental genetics of the posterior legs in Drosophila melanogaster*. *Genetics* 43: 878-905.
- LEWIS, E. B. 1956. *Report on the mutants Antp^B and Antp^{Yu}*. *Drosophila Information Service* 30: 76.
- ROBERTS, P. 1963. *Mosaics involving aristapedia, a homoeotic mutant of Drosophila melanogaster*. *Genetics* 49: 593-598.
- STURTEVANT, A. H. and E. NOVITSKI. 1941. *The homologues of the chromosome elements in the genus Drosophila*. *Genetics* 26: 517-541.
- VILLEE, C. A. 1943. *The effect of temperature on the expression of aristapedia*. *J. Exper. Zool.* 93: 75-98.
- VOGT, H. 1946. *Zur labilen Determination der Imaginalscheiben von Drosophila*. II. *Die Umwandlung präsumptiven Fühlergewebes in Beingewebe*. *Biol. Zbl.* 65: 238-254.
- WADDINGTON, C. H. 1953. *The interactions of some morphogenetic genes in Drosophila melanogaster*. *J. Genetics* 51: 243-258.
- and R. CLAYTON. 1952. *A note on some alleles of aristapedia*. *J. Genetics* 51: 123-129.
-

Über eine Änderung musterbestimmender Qualitäten in einer Blastemkultur von *Drosophila melanogaster*

von

Ernst HADORN

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich *

mit 3 Textabbildungen

Meinem Lehrer und Freund Jakob Seiler zum 80. Geburtstag.

I. EINFÜHRUNG

In den Imaginalscheiben von verpuppungsreifen *Drosophila*-larven sind Anlagen für Organe und Körperteile der adulten Fliege mosaikartig vereinigt. Dabei lassen sich Areale oder „Feldbereiche“ abgrenzen, deren Zellen je für eine spezifische Differenzierungsleistung determiniert sind (HADORN u. GLOOR, 1946; HADORN, BERTANI u. GALLERA, 1949; URSPRUNG, 1959; LÜÖND, 1961; NÖTHIGER, 1964). So enthält die männliche Genitalscheibe ein Blastemmosaik, in dem u.a. die folgenden Qualitäten festgelegt sind: Samenpumpe, Ductus ejaculatorius, Paragonien, Vasa efferentia, Penisapparat, Claspers, Analplatten und Enddarm.

Wir haben eine Technik ausgearbeitet, die es ermöglicht, die determinierten (aber noch nicht differenzierten) Zellverbände der larvalen Imaginalscheiben im Abdomen adulter Fliegen über Jahre hin in Dauerkultur zu halten und zu vermehren (HADORN, 1963,

* Ausgeführt mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

1964, 1965a, 1965b). In diesem Medium geht die Zellteilung, die normalerweise zu Anfang der Metamorphose endgültig eingestellt wird, beliebig lange weiter, ohne dass dabei je eine Adultdifferenzierung einsetzen würde. Gleichzeitig bleibt aber die Kompetenz zu dieser Differenzierung in der Mehrzahl der Kulturen dauernd erhalten. Werden nämlich Proben aus unseren Zell-Linien in larvale Wirte zurückversetzt, mit denen sie die Metamorphose passieren können, so differenzieren sich solche „Teststücke“ zu Adultstrukturen.

Das hier nur skizzierte Verfahren der Dauerkultur *in vivo* kann darüber Aufschluss geben, ob und wie lange ein bestimmter Determinationszustand durch Zellvermehrung unverändert repliziert wird.

Wie ich in den eben zitierten Arbeiten mitgeteilt habe, wurden in den Teststücken folgende Kategorien von Differenzierungsleistungen festgestellt:

1. Autotypische Differenzierungen: Sie entsprechen der ursprünglichen prospektiven Bedeutung der isolierten und kultivierten Blasteme. So werden z.B. Determinationsqualitäten für Claspers, Analplatten und Enddarm in Kulturen, die mit Material aus männlichen Genitalscheiben begründet wurden, durch „Zellvererbung“ dauernd und unverändert weitergegeben.
2. Allotypische Differenzierungen: Ein Vorgang, der als „Transdetermination“ bezeichnet wird (HADORN, 1965b) führt dazu, dass der ursprüngliche Determinationszustand in eine neue Richtung umschlägt. So geht eine mit Genitalblastemen angesetzte Kultur zur Bildung von Blastemen über, die sich nun zu Antennen, Beinen, Flügeln oder Thoraxteilen differenzieren.
3. Normotypische Differenzierungen: Das Differenzierungsmuster entspricht einer Normalleistung, gleichgültig, ob es sich dabei um eine auto- oder allotypische Bildung handelt.
4. Anormotypische Differenzierungen: In einzelnen Subkulturen können Determinationszustände stabilisiert und weiter vererbt werden, die zu aberranten Differenzierungsmustern führen, wie sie auf dem normalen Fliegenkörper nirgends anzutreffen sind.

5. **Telotypische Differenzierungen:** Darunter verstehen wir Leistungen von Testimplantaten, die einer Vollmetamorphose entsprechen.
6. **Atelotypische Differenzierungen:** Einzelne Subkulturen verlieren mehr oder weniger weitgehend die Fähigkeit zur imaginalen Differenzierung. Sie erreichen im metamorphosierenden Wirt das adulte Endstadium nicht mehr.
In der vorliegenden Mitteilung wird eine anormotypische Differenzierung vorgestellt.

II. BEFUNDE

1. Allgemeine Charakteristik der Subkultur

Die Kultur, über die ich hier berichte, wurde im Oktober 1962 mit der Sagittalhälfte einer männlichen Genitalscheibe begründet (vergl. Abb.: 1 HADORN, 1964). Im Verlaufe von drei Jahren konnten von dieser Stammlinie (Nr. 12) zahlreiche Subkulturen abgezweigt werden. Über ihre Differenzierungsleistungen geben uns 1845 Testimplantate Auskunft. In der vorliegenden Mitteilung berücksichtigte ich jedoch nur eine Subkultur. Eine summarische Übersicht über ihre Differenzierungen ist in Abb. 1 dargestellt. Unter n wird die Zahl der Testimplantate einer Transfergeneration (Trg) angegeben. Bis zu Trg 17 blieb die Proliferationsrate im Adultwirt relativ gering. So konnten nur wenige Testimplantate abgezweigt und zur Metamorphose gebracht werden. Da zudem einzelne mit Implantaten beschickte Wirtslarven starben, lieferten verschiedene Trg keine Information (z.B. 4,7). Mit Trg 16 setzte in der Kultur eine sehr ausgiebige Proliferation ein. Daher konnten z.B. in der 18. Trg 33 Testimplantate gewonnen werden. Von diesem Zeitpunkt an wurde stets nur noch ein kleiner Teil des verfügbaren Materials für Testimplantate verwendet. Bis zu Trg 48 wurde lückenlos getestet. Später, so namentlich im Jahre 1965, habe ich darauf verzichtet, die Differenzierungsleistungen einer jeden Transfergeneration zu prüfen. Leider ist die Subkultur im Oktober 1965 nach Trg 80 infolge einer Infektion ausgestorben.

Wie Abb. 1 zeigt, wurden von den Teststücken bis zu Trg 6 alle erwarteten Strukturen des Geschlechtsapparates, sowie auch Anal-

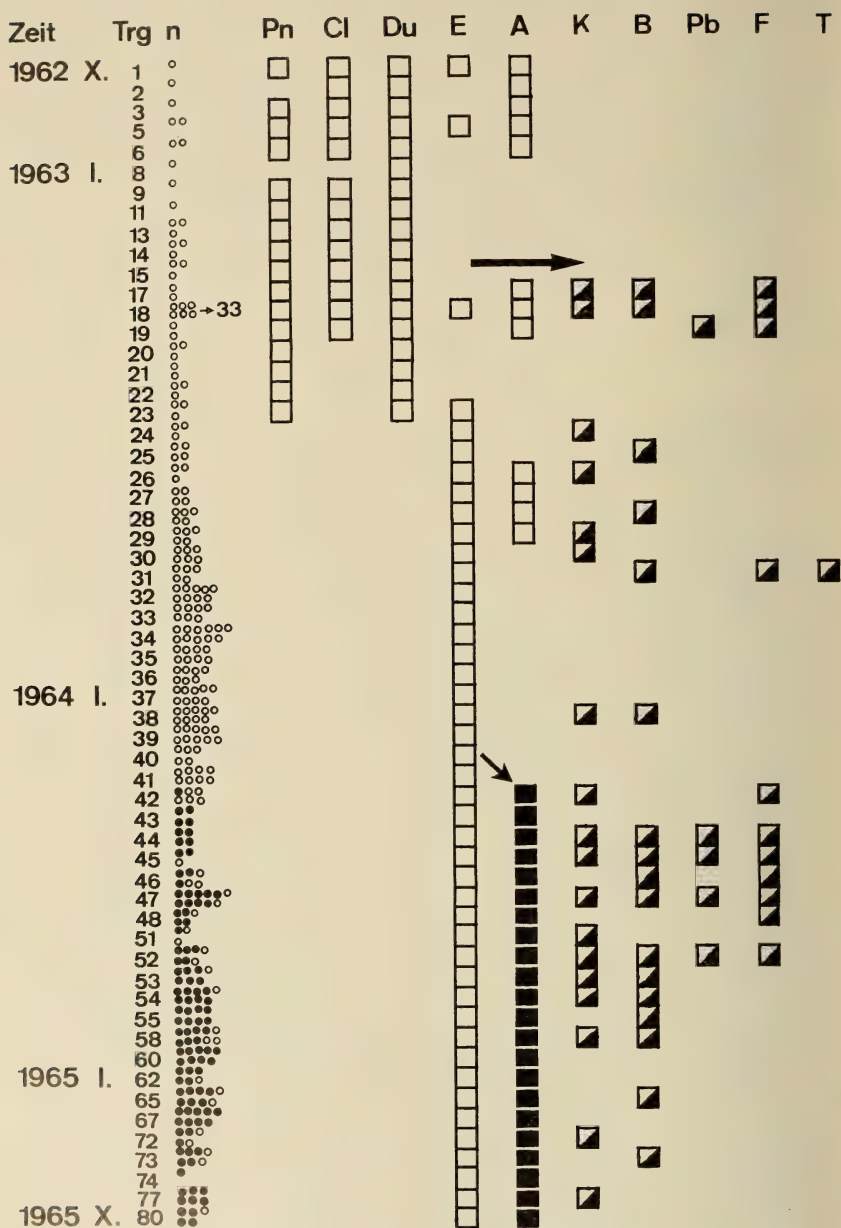


ABB. 1.

„Stammbaum“ der Differenzierungen im Verlaufe der Transfargenerationen (Trg) 1-80; n: Anzahl der metamorphosierten Testimplantate. Pn: Penisapparat; Cl: Claspers; Du: Ductus ejaculatorius; E: Enddarm und Epithelien; A: Analplatten; K: Kopfstrukturen mit Antennen; B: Beinteile; Pb: Palpus; F: Flügel; T: Thorax. Leere Quadrate: autotypische Differenzierungen; schräg gefüllte Quadrate: allotypische Differenzierungen; schwarze Blöcke und schwarze Kreise (unter n): anormotypische Analplatten.

platten und Enddarm gebildet. Es sind dies autotypische Differenzierungen. Sie gehen aus den determinierten Blastemen hervor, die im Ausgangsmaterial vertreten sind. In den Trg 8-15 fehlen dann Analplatten (A) und Enddarm (E). Sehr wahrscheinlich wurden Blasteme, die diese Determinationsqualitäten tragen, nur zufällig den zur Weiterzucht eingesetzten „Stammstücken“ nicht mehr zugeteilt. Mit Trg 17 erscheinen A und E wieder. Auf Grund unserer Erfahrungen mit anderen Subkulturen ist anzunehmen, dass diese Blasteme erneut aus Ductusprimordien (Du) hervorgegangen sind. Mit Trg 23 verschwinden die Differenzierungspotenzen für die Elemente des eigentlichen Geschlechtsapparates (Penis: Pn; Clasper: Cl; Ductus: Du) endgültig. Da in zahlreichen anderen Subkulturen diese Determinationsqualitäten dauernd weiter kultiviert und vermehrt werden konnten, wird der Ausfall in der in Abb. 1 dargestellten Linie als ein operativ und lediglich zufällig bedingter Zuteilungsverlust gedeutet.

Ab Trg 17 wurden erstmals allotypische Differenzierungen festgestellt (Kopf: K; Bein: B; Flügel: F). Ihr Auftreten beruht auf Transdetermination. Dabei ist nach den Erfahrungen an anderen Subkulturen (HADORN, 1965*b*) anzunehmen, dass die Umstellung in proliferierenden Zellpopulationen erfolgte, die dem Analplattenblastem entstammen (Pfeil). In der vorliegenden Subkultur erscheinen die allotypischen Strukturen sporadisch und in relativ geringer Frequenz immer wieder bis zur Trg 77. Im Gegensatz zu diesem Verhalten waren bei zahlreichen anderen Linien nach erfolgter Transdetermination in allen Testimplantaten allotypische Differenzierungen nachzuweisen. Da überdies auch Linien abgezweigt werden konnten, die nur noch allotypische Differenzierungen liefern, wissen wir, dass transdeterminierte Blasteme ihre neu erworbenen Qualitäten durch Zellheredität an ihre Nachkommen weiter vererben. Andererseits können sich Transdeterminationsvorgänge in einer Dauerkultur vielfach wiederholen. So wäre etwa in unserem Beispiel für Kopf (K) und Bein (B) in Trg 38 eine erneute Transdetermination aus E (Enddarm oder Epithelien) zu postulieren, während das Vorkommen von Flügel (F) in den Trg 42-52 auf nur einem Transdeterminationsvorgang beruht. Anschließend wird die Flügelqualität durch Zellheredität weiter vermehrt.

Soweit zeigen die Differenzierungsleistungen unserer Subkultur nichts, was nicht in vielen anderen Linien auch festgestellt wurde.

Einmalig ist dagegen ein neuer aberranter Differenzierungstyp, der sich nach 18 Monaten Kulturdauer in der Trg 42 einstellte. Diese anormotypische Struktur soll weiter unten beschrieben und interpretiert werden. Vorher aber haben wir noch die Normalleistungen von kultivierten Analplattenblastemen zu erläutern.

2. Die normotypischen Analplatten

In situ umgeben die beiden Analplatten den Anus (Abb. 2a). Sie tragen je durchschnittlich 35 schlanke Borsten, die in einem charakteristischen Muster angeordnet sind. Am Vorderende der Platten stehen die Borsten dicht gedrängt, gegen hinten sind sie

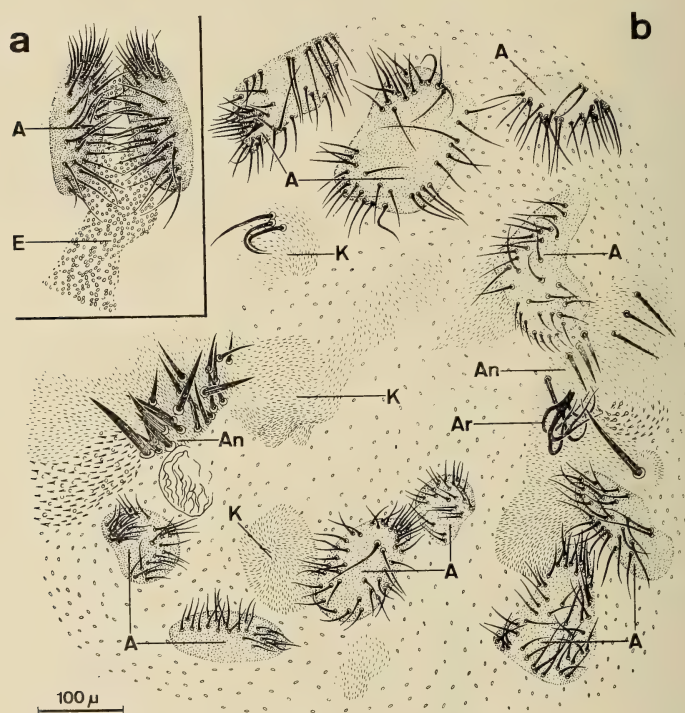


ABB. 2.

a. Analplatten (A) und Enddarm (E) in situ. b. normotypisch arealisierte Analplatten (A) aus einem Testimplantat, sowie allotypische Antennen (An), Arista (Ar) und weitere Kopfstrukturen (K).

in grösseren Abständen lockerer angeordnet und auch etwas länger als vorn.

Mit unserer Technik geben wir den Analplattenblastemen Gelegenheit, sich durch andauernde Zellteilung zu vergrössern. Eine solche Proliferation kann, wie zahlreiche Linien zeigen, über viele Transfergenerationen hin während Jahren weitergehen. Falls dabei der ursprüngliche Determinationszustand repliziert wird, müssen überdimensionierte Blasteme entstehen. Wir fragen nun: Werden in Testimplantaten, die wir solchen Kulturen entnehmen, auch überdimensionierte Analplatten gebildet, die nun mehrere hundert Borsten tragen? Die Antwort gibt der in Abb. 2b dargestellte Ausschnitt aus einem Testimplantat. Wir stellen hier 10 klar abgegrenzte Analplatten (A) fest, die annähernd normal dimensioniert sind. Dabei wird auch das ursprüngliche Anordnungsmuster der Borsten mehr oder weniger getreu wiederholt. Eine noch exaktere Kopie des Normalmusters darf kaum erwartet werden, weil in einer Zellkultur die ursprüngliche topographische Anordnung der Blasteme verändert wird. So sind die beobachteten Abweichungen als „Topomorphosen“ zu deuten, die auch bei einem unveränderten Determinationszustand zu erwarten sind.

Der in Abb. 2b vertretene Differenzierungstyp ist charakteristisch für mehr als 40 Subkulturen, in denen die autotypische Analplattenqualität während zahlreicher Trg weiter gegeben wurde. Überall wurden normotypisch gemusterte und annähernd normal dimensionierte Einzelplatten abgegliedert. Wir bezeichnen dieses Verhalten als „homonome Arealisation“ (HADORN, 1964; GEHRING, 1966). In besonders grossen Testimplantaten konnten bis zu 20 arealisierte Analplatten festgestellt werden. In unserer in Abb. 1 dargestellten Subkultur wurden normotypische Analplatten, wie sie in Abb. 2b zu sehen sind, von Trg 1-29 gebildet. Dabei wird mit 9 Platten in einem der 33 Testimplantate der Trg 18 das Maximum erreicht. Das Implantat der Abb. 2b stammt aus der Trg 10 einer Parallellinie. Ich habe es lediglich deshalb als Bildvorlage verwendet, weil hier im metamorphosierten Präparat die einzelnen Platten für eine zeichnerische Darstellung besonders günstig verteilt sind. Im übrigen zeigt Abb. 2b neben den autotypischen Analplatten auch einzelne allotypische Differenzierungen, wie Teile von Antennen (An) mit Arista (Ar) sowie Partien der chitinierten Kopfkapsel (K), die ein feines Trichommuster (Härchen) tragen.

3. Die anormotypischen „Analplatten“

Mit Trg 29 verschwinden in unserer Subkultur (Abb. 1) die normotypisch arealisierten Analplatten endgültig. In den Testimplantaten werden, abgesehen von einigen allotypischen Differenzierungen, bis zur Trg 41 nur noch Enddarmgewebe sowie Epithelien gebildet, die keine Cuticularstrukturen mehr liefern.

Zu unserer Überraschung erschien in Trg 42 in einem der vier Testimplantate (ausgefüllter Kreis in Abb. 1) eine Differenzierung, die als anormotypische Analplattenstruktur zu klassifizieren ist. Dieser neue Typ wurde anschliessend ohne Unterbruch von jeder Trg bis zum Aussterben der Subkultur geliefert. Wir haben solche



Abb. 3.

Nicht arealisierte anormotypische Analplattendifferenzierung aus Trg 48, umgeben von Enddarm und Epithelien.

aberrante Analplatten in total 111 Testimplantaten festgestellt (Abb. 1). Ein repräsentativer Einzelfall aus Trg 45 ist in Abb. 3 wiedergegeben. Auf einer umfangreichen Cuticularplatte stehen mehrere hundert Borsten, alle von gleicher Länge. Sie sind insofern „homogen“ verteilt, als überall gleich grosse Abstände eingehalten werden. Kleine Abweichungen von dieser „Äquidistanzordnung“ beruhen darauf, dass im Präparat die Cuticula da und dort etwas gedehnt oder gestaucht ist.

Mit welchem Recht dürften wir die neue Differenzierung als anormotypische Analplatte ansprechen?

a) Wie der Stammbaum zeigt (Abb. 1, schräger Pfeil), handelt es sich um eine Zellpopulation, die aus dem „E“-Blastem hervorgegangen ist. Dabei wissen wir allerdings nicht, ob die anormotypischen Platten von Enddarmzellen abzuleiten sind oder ob sie von Epidermisepithelien abstammen, die vielleicht die Analplatten-determination direkt weitergeben. Wie bereits oben erwähnt wurde, hätten solche Zellen vorübergehend die Fähigkeit verloren, eine borstentragende Cuticula zu differenzieren. Erfahrungen mit anderen Sublinien stützen aber die erste Deutung, weil feststeht, dass Determinationsqualitäten für normotypische Analplatten und Enddarm als untrennbare Partner stets zusammen weiter vererbt wurden. Tatsächlich sind auch die anormotypischen Platten der Trg 42-80 in allen Testimplantaten von Enddarmzellen begleitet und umgeben (vergl. Abb. 3). Sie verhalten sich somit wie normotypische Analplatten.

b) Die Borsten der aberranten Platten sind nicht gestreift, und die Cuticularfläche, die zwischen den Borsten steht, trägt keine Trichome (Haare). Diese beiden Merkmale sind charakteristisch für Borstenorgane, die aus der Genitalscheibe hervorgehen. Auf dem übrigen Fliegenkörper finden wir fast ausnahmslos nur gestreifte Borsten (Abb. 2*b*; An).

c) Nun bleibt nur noch die Wahl zwischen Analplatten und den übrigen Borstengruppen, die von Blastemen der Genitalscheibe gebildet wurden. In Frage kommen die Lateralplatten oder auch Teile des Genitalbogens. Doch sind diese Alternativen aus verschiedenen Gründen auszuschliessen. Abgesehen von morphologischen Kriterien, die einer solchen Zuordnung widersprechen,

werden die Lateralplatten- oder Genitalbogenblasteme in Dauerkulturen nicht wie die Analplattenanlagen von Enddarmzellen begleitet.

Zusammenfassend können wir mit Sicherheit die aberranten Platten als anormotypisch modifizierte Analplatten auffassen. Wie aber unterscheiden sie sich von normotypischen Analplatten?

a) Die Fähigkeit zur homonomen Arealisation ging verloren. Anstelle von individualisierten Platten entstehen grosse zusammenhängende Komplexe.

b) Das charakteristische Verteilungsmuster wird nicht mehr realisiert. Es kann daher nicht mehr unterschieden werden zwischen Arealen mit gedrängter Borstenanordnung und Bereichen mit lockerer Verteilung der Einzelborsten. Ein neues, ein Äquidistanzmuster, kommt zur Differenzierung.

c) Die Borsten selbst sind im Vergleich zur Analplattennorm verkürzt, basal verdickt und daher schärfer zugespitzt. Ausserdem sind alle gleich lang.

III. DISKUSSION

Auf das Phänomen der „Transdetermination“ möchte ich in dieser Mitteilung nicht näher eingehen. Wie anderswo erläutert wurde (HADORN, 1965b), handelt es sich dabei wahrscheinlich um einen Vorgang, der sich (bei unveränderter Erbsubstanz) auf dem Niveau der Genmanifestation oder der kontrollierten Genaktivität abspielt. Dagegen soll kurz versucht werden, das Auftreten der anormotypischen Analplatten zu interpretieren.

Zunächst ist hervorzuheben, dass hier ein seltenes Ereignis vorliegt, das unter mehr als 50 Subkulturen nur einmal beobachtet wurde. Dabei wurde ein neuer Zelltyp inauguriert, der unverändert weiter vererbt wird. Beides ist vereinbar mit der Annahme, dass in unserer Subkultur eine somatische Mutation aufgetreten ist. Die Zellen des mutierten „Klons“ müssten dann allerdings über eine genügende Vitalität und Vermehrungsaktivität verfügen. Direkt nachweisen lässt sich ein solcher Mutationsvorgang nicht. Doch kann ich auf ebenfalls einmalige Änderungen hinweisen, die

in anderen Subkulturen auch zu anormotypischen Blastemen führten. So wurde über eine Linie berichtet, in der die Bildungspotenz für alle Borstenorgane zum Ausfall gekommen ist (HADORN, 1965a). In dieser borstenlosen Kultur werden nur noch die Trichome des Grundmusters gebildet.

Gemeinsam ist solchen „mutationsartigen“ Typen, dass musterbildende Potenzen und Qualitäten betroffen sind. So gewinnen wir neue Informationen über Eigenschaften von Blastemen, selbst dann, wenn die „Mutationsfrage“ offen bleibt.

Zellen, die für normotypische Analplatten determiniert sind, verfügen über ein Informationssystem, das sich in dreifacher Hinsicht auswirkt. Erstens ist eine charakteristische Borstenform und Borstengrösse bestimmt; dies sind Manifestationsmerkmale von Einzelzellen. Zweitens ist ein „überzelliges“ Prinzip wirksam, das die einzelnen Borstenorgane musterartig anordnet, und drittens verfügen die Zellen der Analplattenblasteme über einen „Masstab“, der die Grösse einer Platte festlegt. So kommt es zur homonomen Arealisation. Dieses Informationssystem kann unverändert über beliebig viele Zellgenerationen hin weiter vererbt werden.

Die soeben formulierten Aussagen haben wir den Beobachtungen zu verdanken, die an den anormotypischen Analplatten gemacht werden konnten. Als Folge eines wohl einmaligen Ereignisses wurde hier das normotypische Informationssystem irreversibel geändert. Dabei erscheint nicht nur ein neuer Differenzierungstyp in der borstenbildenden Einzelzelle, sondern gleichzeitig geht auch das ursprüngliche Verteilungsmuster der für Borsten determinierten Zellen verloren, und schliesslich wird noch die Kontrolle über die Organgrösse aufgegeben.

Damit ist wohl gezeigt, dass die drei Differenzierungsqualitäten auf einer gemeinsamen genetischen oder zellphysiologischen Grundlage beruhen, die als zellhereditäre Information und Einheit repliziert wird.

SUMMARY

1. This paper characterizes the various types of differentiation which were obtained from a cell line originally derived from a male genital disc. This line was maintained in the abdomens of adult flies for a three year period.

2. Special attention is given to the occurrence of anormotypic analplates which appeared suddenly in the 42nd transfer generation after 18 months of proliferation *in vivo*.
3. In this «mutated» line the following aberrant characters are propagated by cell heredity:
 - (a) Change in form and size of the bristles.
 - (b) Change in distribution of the bristles. Instead of the normal pattern all bristles in the anormotypic analplates are arranged at the same mutual distance.
 - (c) Loss of the capacity for arealisation. Huge nondivided complexes are formed instead of normal sized and individualized plates.
4. Conclusions are drawn concerning cell inherited systems of information which are pertinent for differentiation and pattern formation.

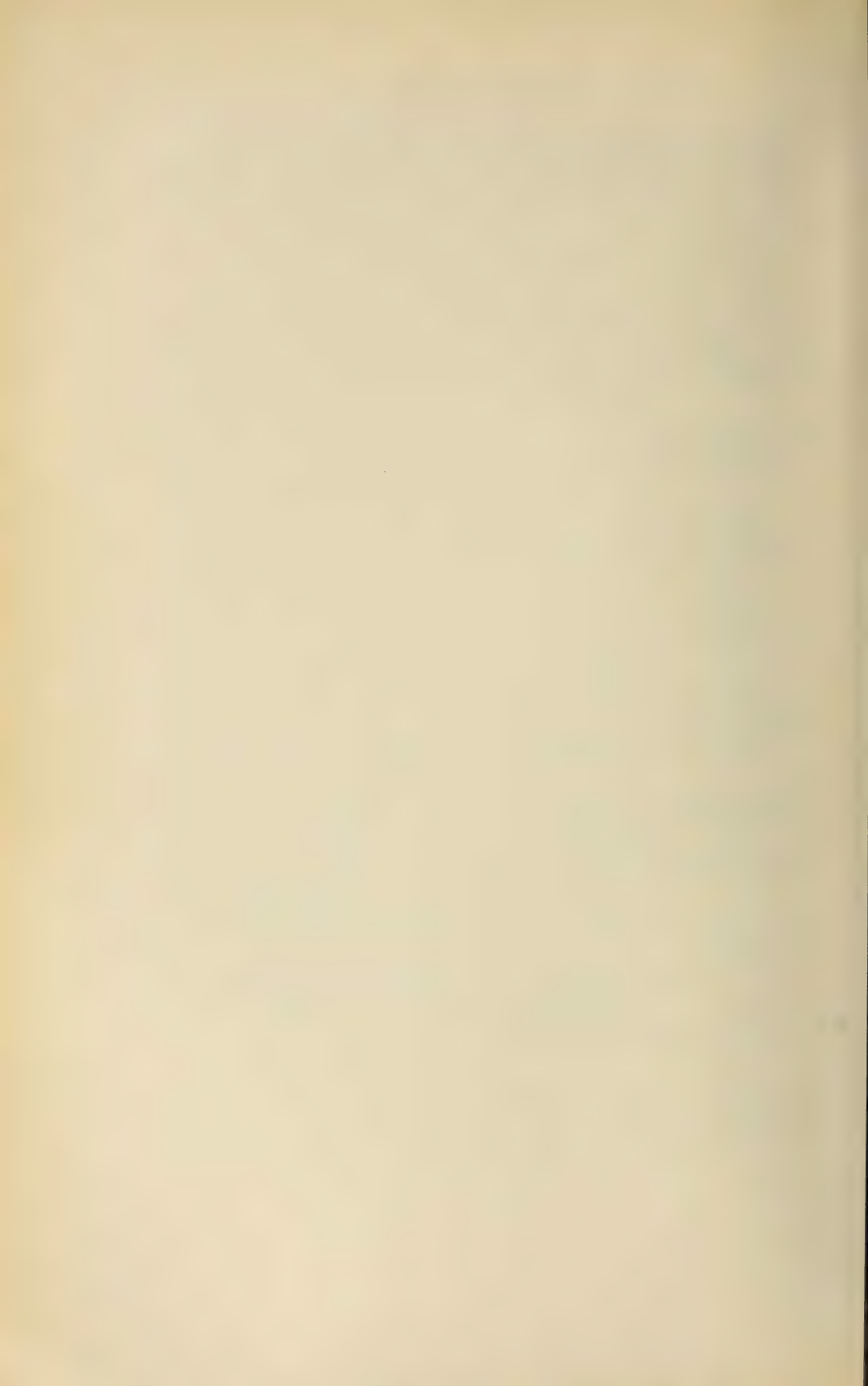
RÉSUMÉ

1. Des cellules d'un disque génital mâle ont été maintenues en culture *in vivo* dans l'abdomen de mouches adultes pendant 3 ans. Nous avons étudié les différenciations cellulaires obtenues au cours de ces trois années.
2. Nous nous sommes intéressés en particulier aux plaques anales anormotypiques, qui sont apparues soudainement dans la 42^e génération de transfert après 18 mois de culture *in vivo*.
3. Dans cette lignée cellulaire mutée, les caractères suivants sont transmis par hérédité cellulaire:
 - a) Changement de forme et de dimension des soies.
 - b) Changement dans la distribution des soies, qui, dans les plaques anales anormotypiques sont placées à la même distance les unes des autres.
 - c) Perte de la capacité « d'aréalisation », entraînant la formation de complexes géants au lieu des plaques anales bien individualisées et de dimensions normales.

4. Nous tirons enfin des conclusions concernant des systèmes d'information transmis par hérédité cellulaire qui contrôlent des processus de différenciation et la réalisation des « pattern ».

LITERATURVERZEICHNIS

- GEHRING, W. 1966. *Übertragung und Änderung der Determinationsqualitäten in Antennenscheiben-Kulturen von Drosophila melanogaster*. J. Embryol. exp. Morph. 15, Part 1, 77-111.
- HADORN, E. 1963. *Differenzierungsleistungen wiederholt fragmentierter Teilstücke männlicher Genitalscheiben von Drosophila melanogaster nach Kultur in vivo*. Develop. Biol. 7: 617-629.
- 1964. *Bedeutungseigene und bedeutungsfremde Entwicklungsleistungen proliferierender Primordien von Drosophila nach Dauerkultur in vivo*. Rev. suisse Zool. 71: 99-115.
- 1965a. *Ausfall der Potenz zur Borstenbildung als „Erbmerkmal“ einer Zellkultur von Drosophila melanogaster*. Z. Naturf. 20b, 290-292.
- 1965b. *Problems of determination and transdetermination. Brookhaven Symposia in Biol.* 18: 148-161.
- HADORN, E., BERTANI, G. u. GALLERA, J. 1949. *Regulationsfähigkeit und Feldorganisation der männlichen Genital-Imaginalscheibe von Drosophila melanogaster*. Roux' Arch. 144: 31-70.
- HADORN, E. u. GLOOR, H. 1946. *Transplantation zur Bestimmung des Anlagemusters in der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von Drosophila*. Rev. suisse Zool. 53: 495-501.
- LÜÖND, H. 1961. *Untersuchungen zur Mustergliederung in fragmentierten Primordien des männlichen Geschlechtsapparates von Drosophila séguyi*. Develop. Biol. 3: 615-656.
- NÖTHIGER, R. 1964. *Differenzierungsleistungen in Kombinatorien, hergestellt aus Imaginalscheiben verschiedener Arten, Geschlechter und Körpersegmente von Drosophila*. Roux' Archiv 155: 269-301.
- URSPRUNG, H. 1959. *Fragmentierungs- und Bestrahlungsversuche zur Bestimmung von Determinationszustand und Anlageplan der Genitalscheiben von Drosophila melanogaster*. Roux' Archiv 151: 504-558.
-



Periodomorphosis of Intersexual Individuals in the Diplopod *Schizophyllum sabulosum* (L.)

by

Ritva HALKKA and Olli HALKKA

Department of Genetics, University of Helsinki, Finland

with 12 text figures

*Dedicated to Professor J. Seiler
on the occasion of his 80th birthday.*

INTRODUCTION

With certain diplopod species belonging to the families Julidae and Blanjulidae, the morphology of the male external genitalia does not necessarily remain constant after completion of anamorphosis. Some of the adult males alter periodically into non-copulatory forms and after some months change back again into fully reproductive males. The non-copulatory males with reduced genitalia were called *schalt* males by VERHOEFF, who also coined the term *periodomorphosis* to cover the postembryonic metamorphoses of diplopod males (for literature, see HALKKA, 1958).

During the last years of her life my wife, Dr. Ritva HALKKA, continued her studies on the reproductive biology of diplopods, specifically the Julid *Schizophyllum sabulosum*. Her studies on the life history of this species (HALKKA, *op. cit.*) were based on field and reared material consisting of more than 11,000 specimens. In this large sample, scores of aberrant males not classifiable as

either normal or schalt forms were found. About 30 of these showed female characteristics to such a degree that they had to be regarded as intersexes.

At the time of her death in June, 1961, my wife had drawn figures of the genitalia of all the aberrant individuals and completed a histological analysis of some of them. A large body of literature with hundreds of citations was also collected, but only fragments of a manuscript were in a nearly finished condition. Although already strained by her illness, my wife was able to discuss the mechanisms underlying intersexuality with Professor SEILER during his visit to Finland in May, 1961.

The following analysis of intersexuality and periodomorphosis would be far more thorough if my wife had been able to complete it. I have chosen to concentrate on some few theoretically interesting aspects of the problem, and thus only two of the best analysed intersexual specimens are fully described. The study is published in the hope that the material presented will convey well enough the information included in the strange combination of intersexuality with periodic moulting from one type of male into another.

MATERIAL AND METHODS

The specimens used for this study were collected in the years 1953-1958 at the Tvärminne Zoological Station about 100 km south-west of Helsinki on the coast of the Gulf of Finland. Chitinous parts such as legs and external genitalia were embedded in «Euparal».

The histological part of the analysis was performed on sections 15 micra thick. The specimens were fixed in Carnoy's or in the Bouin-Allen-Bauer mixture, and stained by the Feulgen procedure.

DESCRIPTION OF THE INTERSEXUAL SPECIMENS

1. *The morphology of the legs and gonopods in the Diplopoda*

The first leg pair is a normal walking leg in larval males and adult females. In adult copulatory males this leg pair has a peculiar

falcate form, while in schalt males it is intermediary between a walking and a falcate leg.

The second leg pair is a normal walking leg in all types of individuals except copulatory males, in which it bears a swelling on the tibia.

Behind the second pair of legs there are the paired penes in both copulatory and schalt males, although in the schalt males they are more or less rudimentary in shape. In the females, the cyphopods are situated in the place occupied by the penes in the males.

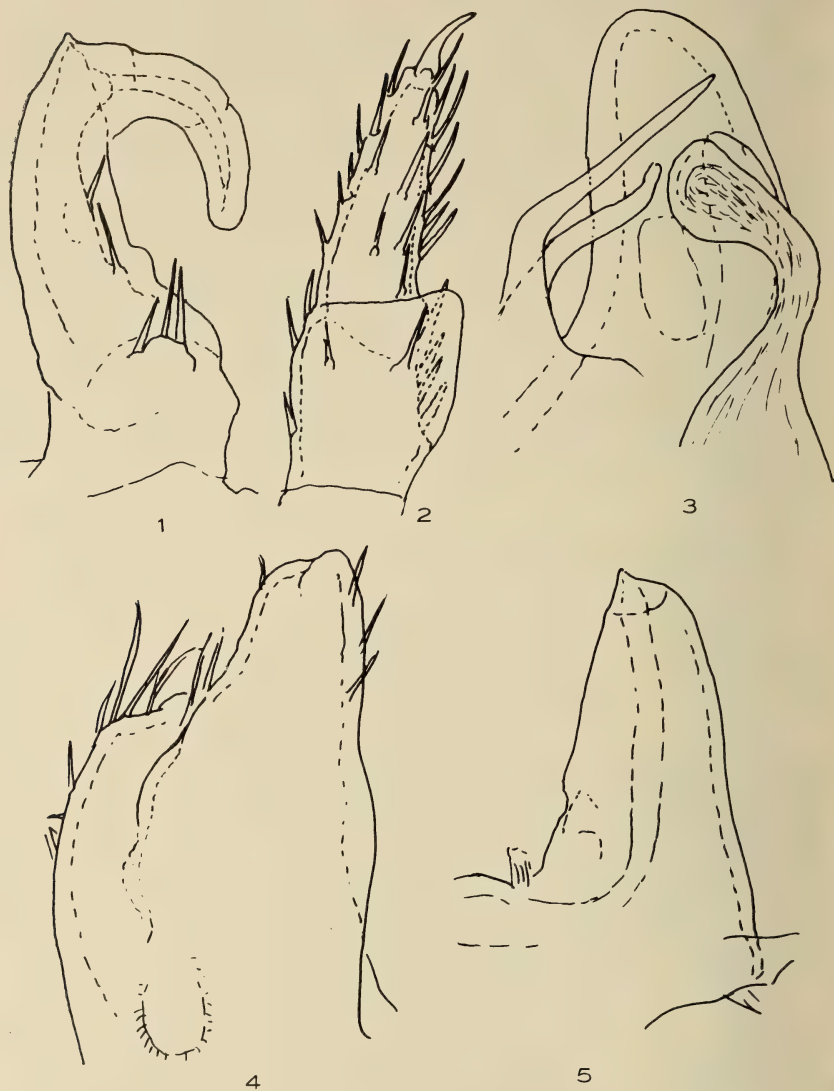
The penes are not involved in the copulatory act but serve to transfer the sperm into the reservoirs of the gonopods, situated on the seventh segment of the male. The paired gonopods bear in the copulatory males long, thin, chitinous sperm outlets, adapted to transfer the sperm into the vulvae of the cyphopod segment of a female.

2. *Description of two gynandromorphs*

In the total material of 28 specimens, there are several intersexes with preponderantly male characteristics, as well as others tending towards femaleness. For a more detailed description, two specimens were chosen. An ovotestis was found in both these specimens.

Intersex number 4 has a paired organ, one half of which resembles a cyphopod, the other half being suggestive of a poorly developed penis (figs. 4 and 5). The gonopods (fig. 3) and the second (fig. 2) as well as the first (fig. 1) pairs of legs are like those of a normal copulatory male. In spite of the maleness of the secondary sexual characteristics, eggs were found amidst testis tissue in the histological sections prepared (fig. 10).

Both the first (fig. 6) and the second (fig. 7) pairs of legs of intersex number 23 are like those of a female or a larval male. The gonopods of this specimen (fig. 8) resemble those of a larval or a schalt male. In the place normally occupied by the paired penes, small, deformed and rather undifferentiated structures (fig. 9) are found. The gonad of this intersex is a mosaic of male and female parts (figs. 11 and 12). Some of the male parts are able to produce ripe sperm (fig. 11) while others degenerate, forming a mass which in fixed condition has a fibrous texture (fig. 12).

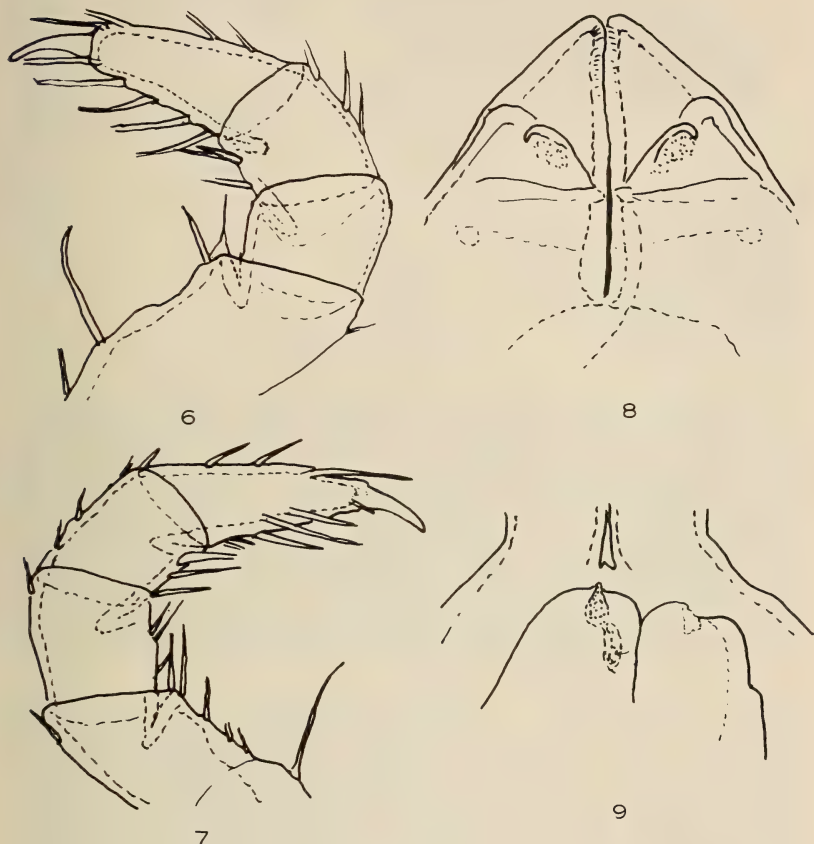


FIGS. 1-5.

S. sabulosum, intersex number 4. In this intersex, the first leg pair is falcate (1), the second leg pair bears a swelling on the tibia (2), the left gonopod is of the copulatory type (3), and the genitalia are asymmetric, with a cyphopod (4) on the one, a penis (5) on the other side.

Magnification $125\times$.

The female parts exist mostly in the form of independent ovarioles (fig. 12) but sometimes single eggs are found amidst testis tissue (fig. 11).



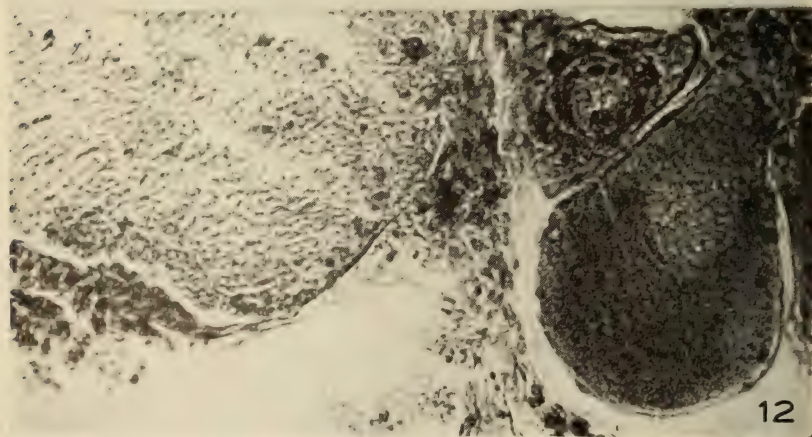
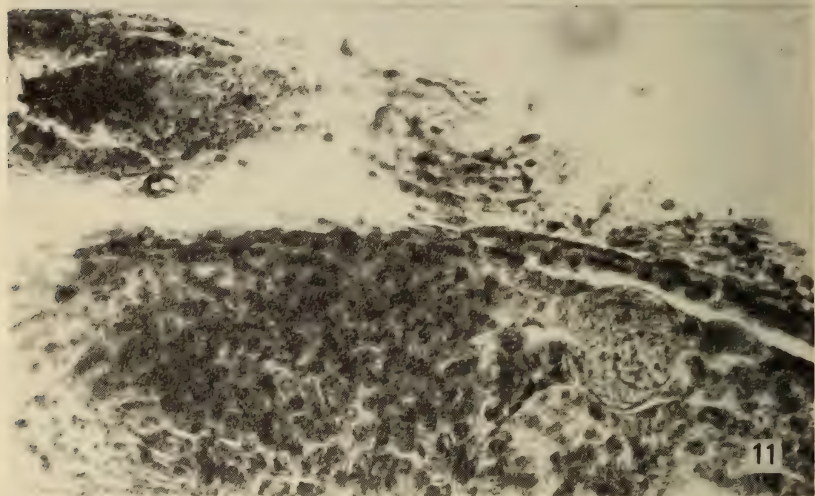
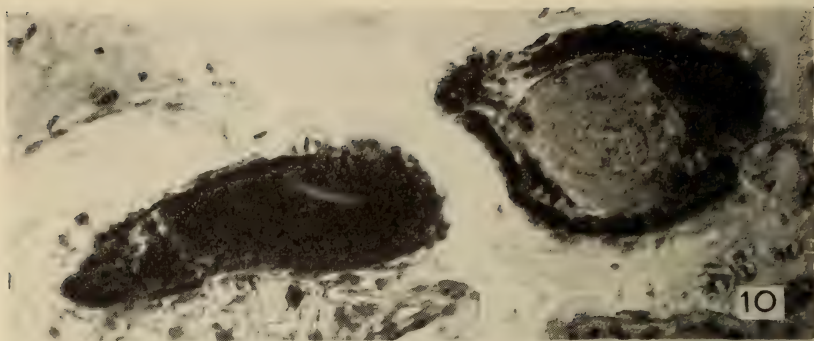
FIGS. 6-9.

S. sabulosum, intersex number 23. The first (6) and second (7) leg pairs are almost normal walking legs. The gonopods (8) and the external genitalia (9) are rudimentary.

Magnification 125 \times .

3. The range of variation in the secondary sexual characteristics

In Table 1, a description of the secondary sexual characteristics of each of the 28 specimens is followed by a number, the purpose of which is to give a measure of the maleness or femaleness of the



FIGS. 10-12.

S. sabulosum. In intersex number 4, eggs are found amidst testis tissue (10). The same is true of intersex number 23, which also forms ripe sperm (11), although some parts of the testis degenerate (12).
Magnification 450 \times .

specimen. The higher the sum of these numbers, the closer is the specimen in question to a normal female individual. The key given below shows that the lowest value for this «sexual index» is 4 (normal male), the highest being 16 (normal female).

Key to Table 1

A	B	C	D
1ST LEG PAIR	2ND LEG PAIR	PENES/CYPHOPODS	GONOPODS
falcate (1)	with swelling (1)	normal penes (1)	normal copulatory type (1)
intermediate between copulatory and schalt legs (2)	no swelling (2)	abnormal penes with a common trunk (2)	abnormal copulatory type (2)
schalt (3)		separate abnormal penes or one penis and one cyphopodlike structure (3)	schalt type or differentiated juvenile type (3)
walking leg (4)		almost normal cyphopods (4)	hardly differentiated juvenile type (4)
		normal cyphopods (5)	normal legs (5)

The first pair of legs

A scrutiny of Table 1 shows that if the first leg pair is of the falcate type, there is invariably a swelling on the tibia of the second leg pair. The degree of differentiation of the gonopods is also fairly highly correlated with that of the first leg pair: if the first pair is falcate, the gonopods are usually of the normal copulatory type. This correlation is not absolute, however, since the gono-

pods may also be abnormal (cases 1 and 7) or even belong to the slightly differentiated juvenile type (cases 6 and 18).

TABLE 1. *The 28 specimens*

No.	$A + B + C + D = total$									
2	1	+	1	+	2	+	1	=	5	
11	1	+	1	+	2	+	1	=	5	
25	1	+	1	+	2	+	1	=	5	
1	1	+	1	+	2	+	2	=	6	
4	1	+	1	+	3	+	1	=	6	
16	1	+	1	+	3	+	1	=	6	
20	1	+	1	+	3	+	1	=	6	
21	1	+	1	+	3	+	1	=	6	
24	1	+	1	+	3	+	1	=	6	
7	1	+	1	+	3	+	2	=	7	
6	1	+	1	+	4	+	4	=	10	
18	1	+	1	+	4	+	4	=	10	$\rightarrow 2 + 1 + 4 + 3 = 10$
19	2	+	1	+	3	+	2	=	8	
8	2	+	-	+	3	+	2	=	8	or 9
5	2	+	1	+	3	+	4	=	10	
10	2	+	-	+	4	+	5	=	12	or 13
26	3	+	2	+	2	+	3	=	10	
27	3	+	2	+	2	+	3	=	10	
28	3	+	2	+	2	+	3	=	10	
30	3	+	2	+	2	+	3	=	10	
22	3	+	-	+	3	+	3	=	10	or 11
9	4	+	2	+	2	+	2	=	10	
23	4	+	2	+	2	+	3	=	11	
3	4	+	2	+	3	+	3	=	12	
29	4	+	2	+	3	+	4	=	13	
12	4	+	2	+	4	+	3	=	13	
15	4	+	2	+	4	+	3	=	13	
14	4	+	2	+	4	+	4	=	14	

In case 18, two sets of sexual indices are given. The second set of sexual partial indices expresses the situation prevailing after the adult individual had moulted into another adult form. In this moult, the degree of differentiation of the first leg pair has decreased.

The second pair of legs

In preparing the penes or cyphopods for inspection, the second leg pair was apt to be injured or even destroyed. This accident happened in three cases (numbers 8, 10 and 22). Of the remaining 25 intersexes, 13 bear the masculine swelling on their tibiae. The general sexual index correlates negatively with the presence of

this swelling: when it is present, the general index is often as low as 5 or 6. General indices as high as 11 or higher are found in combination with the absence of this swelling. The only overlaps are provided by cases 6 and 19, in which a general index as high as 10 is observed together with swellings on the tibiae.

The penes and/or the cyphopods

The structure of the chitinous organ behind the second leg pair is often rudimentary and so imperfect that it is not easy to trace homologies between them and the fully developed organs of the two sexes. Abnormal development of these sexual organs was considered a criterion of intersexuality, and thus in the third column no other partial indices than 2, 3 or 4 are found. In this column, indices 2 and 3 are not correlated with any particular stage of differentiation in the other three columns. However, if this segment bears structures simulating normal cyphopods (partial index 4), the general sexual index is never lower than 12 (cases 10, 12, 14 and 15). Although the first leg pair changed towards maleness in the moulting of specimen number 5, almost normal cyphopods were found both before and after moulting in the sexually differentiated segment.

The gonopods

Since the gonopods are the actual copulatory organs of the male, their degree of differentiation is a direct measure of the potential ability of the specimen to copulate with a female. The gonopods (fourth column of Table 1) show the full spectrum of differentiation from pure maleness to pure femaleness. For this reason the partial index of the gonopods has a strong influence on the value of the general sexual index. The stage of differentiation of the gonopods is more or less clearly correlated with the maleness or femaleness of the other secondary sexual characteristics, and such correlations have been directly or indirectly discussed in the preceding chapters. In specimen 18, in place of almost normal walking legs, structures simulating schalt gonopods were found after moulting. This change may be said to have been from femaleness towards the schalt type, while the first pair of legs changed from maleness towards schalt.

DISCUSSION

For two reasons, *Schizophyllum sabulosum*, as well as certain other Diplopod species, is a particularly favourable object for studies on sexual differentiation. Firstly, four structures (see key for Table 1) indicative of sexual differentiation exist, and secondly, in the males there occurs a periodomorphotic variation in the secondary sexual characteristics.

Specimens with anomalous secondary sexual characters have been encountered repeatedly during the history of Diplopod research. Thus BIGLER (1920) described a predominantly female "gynandromorph" in *Ophyjulius fallax*. Among his literature references two similar earlier cases are included: the observations by BRÖLEMANN on *Aphelidesmus hermaphroditus* in 1898 and by VERHOEFF on *Tachypodojulus albipes* in 1910. Since the publication of these pioneering works, new reports on anomalous, hermaphrodite or gynandromorph Diplopoda have been numerous, but the difficulty of evaluating the sexual differentiation of these alien species in comparison with *S. sabulosum* deters the present author (O. H.) from going into the details of diplopodology.

Knowing that the present report suffers from this restriction of its sphere, the present author has chosen to confine discussion to the bearing of the *Schizophyllum* case on the general problem of sex determination. Since most of the 28 intersexes described in the present paper were studied from material stored in 70% alcohol without previous fixation, the state of the gonads was only ascertained in 6 specimens. The secondary sexual characters of one of these specimens (case number 31) were so atypical that the inclusion of this specimen in the species *S. sabulosum* was considered questionable. The remaining five cases, numbers 1, 4, 5, 7 and 23, all showed both female and male characteristics in their gonadal structure. The most intimate mosaics of female and male cells were found in specimens 4 and 23 (figs. 10-12). The appearance of these gonads very closely resembles the histology of the intersex gonads of *Solenobia triquetrella*, studied by SEILER (1964 and earlier) and his coworkers. However, while the testes of *Schizophyllum* look mostly wholly normal and are able to produce ripe sperm in the intersexes, considerable patches of the testis tissue have a fibrous texture in the fixed condition (fig. 12). Without

doubt, such parts of the gonad are nonfunctional in the sense of germ cell production.

In the *Schizophyllum* intersex number 23, the spermiducts were present and filled with ripe sperm (fig. 11). The beginnings of oviducts were also observed in the sections, but in the absence of histological reconstructions neither type of gonoducts was followed down to the outlets. However, sporadic eggs amidst testis tissue seem effectively isolated from any outlet. Some of the intersexes not histologically studied showed ducts ending in paired genitalia, one half of which had the appearance of an imperfectly formed penis, the other of a similarly deformed cyphopod (e.g. case 11). Probably the majority of the intersexes with at least partly separate ovaries and testes have fully functional gonoducts.

The presence of a mosaic gonad structure in *Schizophyllum*, and particularly the fact that the female and male parts are phenologically at roughly corresponding stages, conforms to the rule recapitulated by SEILER in his paper of 1964 (p. 200).

The pairedness of the secondary sexual organs, especially the penes, confers on studies of Diplopods the advantage of a doubly sensitive analysis of sexual differentiation. The penes of a normal adult male have a common trunk portion, but the cyphopods of an adult female are separate. In the intersexes, the genitalia are joined by a common trunk in cases 1, 2, 9, 11, 23, 25-28 and 30, while in the other specimens these organs are free and separate. Although the interpretation of the structure of an incompletely developed penis or cyphopod is by no means easy, it seems evident that pairs of genitalia of opposite sexual types exist. According to the first author (R. H.), at least in cases 4, 8, 11, 16, 19, 20, 25 and 26 one of the two formations resembles a rudimentary penis, the other being like a more or less fully differentiated cyphopod. This situation may be interpreted as proof of the simultaneous effectiveness of the M and F factors during cuticle development.

The existence of the actual copulatory organs, the gonopods, lends a further dimension to the analysis of the male secondary sexual characters. The alternation of the "copulatory" and "schalt" phenotypes during the life of an adult male individual is obviously a faculty deeply rooted in the genic system of *Schizophyllum*. The presence of schalt-type secondary sexual characteristics in many of the intersexes and the change to schalt features

in specimen number 18 after moulting, show that the copulatory—schalt transformations occur undiminished in spite of a change in the general hormonal environment. Thus, within the male sex, the degree of differentiation of the secondary sexual characteristics may change during adult development.

Comparative studies on gonad activity in copulatory and schalt males of *Schizophyllum* have shown that active spermatogenesis occurs in both forms (HALKKA, 1958). Similar results have been obtained with the Decapod crab *Cambarus*, the males of which can also exist in two forms, only one of these ("form 1") having functional gonopods. In the crustaceans, the principle of neuro-secretory regulation of gonadal activity has been fruitfully explored (e.g. IWAKURA, 1959), a field of study so far untried in the Diplopoda (see also CHARNIAUX-COTTON, 1962; LEGRAND and JUCHAULT, 1963).

Although not all the gonads of the specimens included in Table 1 have been studied, it seems plausible to assume that at least many of them are true intersexes, not gynandromorphs. *Solenobia* intersexes and *Drosophila* gynandromorphs analysed down to the most minute details have shown that the inductive systems residing in the chromosomes are confined to single cells and are largely autonomous within this unit (SEILER, 1951; STERN, 1965). The karyotype of *S. sabulosum* has been studied by BESSIERE (1948) and according to him is $2n = 25$, the sex chromosome being univalent in the male sex. Since the *Schizophyllum* intersexes were not studied cytologically, the chromosomal background of their intersexuality remains unknown. The permanence of the copulatory-schalt transformations in intersexual specimens indicates that the shaping of the external chitinous parts may perhaps depend on the prevailing hormonal balance, which, in turn, is controlled by a number of regulatory genes.

Irrespective of the mode of disturbances responsible for shaping the external morphology of *Schizophyllum* intersexes, the field still remains open for speculation regarding the factor responsible for these disturbances. With the Culicidae, interesting results have been obtained in thermal stress experiments (ANDERSON and HORSFALL, 1964). Since *S. sabulosum* lives at all seasons of the year in the surface strata of the soil, hibernating at depths of 3 to 30 cm in matted roots, this species is probably well buffered against thermal stresses, but these may nevertheless exert some influence.

SUMMARY

The forms of manifestation of intersexuality were studied in the Diplopod *Schizophyllum sabulosum*. The range of variation in the secondary sexual characteristics was ascertained in 28 intersexual specimens. The gonads of 5 of these specimens were analysed.

The degrees of sexual differentiation of the first and second leg pairs, penes/cyphopods and gonopods were determined. These four parts mostly, but not invariably, showed corresponding degrees of differentiation.

One of the intersexes with partial male characteristics moulted into another male form. In this moult, the first leg pair changed from maleness towards the "schalt" type. The gonopods changed from near femaleness towards schalt. Thus, within the male sex, the degree of differentiation may change during the adult development of an intersex.

The gonads of the individuals studied showed a mosaic of testis follicles and ovarioles. In two intersexes, eggs were found sporadically amidst testis tissue.

A hypothesis is presented, according to which thermal stresses affecting a number of regulatory genes responsible for the maintenance of the general hormonal balance may at least partially determine the intersexual character of the *Schizophyllum* specimens studied.

RÉSUMÉ

Les manifestations de l'intersexualité ont été étudiées chez le Diplopode *Schizophyllum sabulosum*. Le degré de variabilité des caractères sexuels secondaires a été déterminé chez 28 individus intersexués. Chez cinq d'entre eux les gonades firent l'objet d'une analyse cytologique.

Une classification des degrés de la différenciation sexuelle des première et seconde paires de pattes, ainsi que des pénis/cyphopodes et gonopodes a permis de mettre en évidence, dans la plupart des cas, une correspondance de cette différenciation pour les quatre organes.

Un individu intersexué, avec caractères mâles partiels, a présenté à la suite de la mue une autre combinaison de caractères

mâles. La première paire de pattes à caractères masculins, ainsi que la paire de gonopodes d'un type presque féminin, ont toutes deux évolué par la mue vers le type « schalt ». Le degré de différenciation d'organes déterminés peut donc, chez un individu intersexué, se modifier encore durant le développement imaginal.

Les gonades des individus intersexués étudiés ont présenté une mosaïque de parties mâles et femelles. Chez deux individus, des œufs isolés ont été observés au milieu de tissu testiculaire.

Une hypothèse est formulée, selon laquelle l'intersexualité chez *Schizophyllum sabulosum* pourrait dépendre de l'action d'un choc thermique affectant certains gènes régulateurs du maintien de l'équilibre hormonal général.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Manifestierung der Intersexualität wurde bei dem Diplo-poden *Schizophyllum sabulosum* untersucht. Die Variationsbreite der sekundären Geschlechtsmerkmale wurde bei 28 intersexen Individuen bestimmt. Von 5 Individuen wurden die Gonaden auch zytologisch analysiert.

Die sexuellen Differenzierungsstufen der ersten und zweiten Fusspaare sowie der Penes/Cyphopoden und Gonopoden entsprechen sich meistens.

Bei einem intersexen Individuum wurden die teilweise männlichen Merkmale bei einer Häutung der Imago durch eine andere männliche Merkmalskombination ersetzt. Das erste, ursprünglich männliche Fusspaar sowie das zuerst nahezu weibliche Gonopodenpaar wurden nach der Häutung « Schalt »-förmig. Die Differenzierungsstufe bestimmter Organe eines intersexen Individuums kann sich demnach noch während der imaginalen Entwicklung verändern.

Die intersexen Gonaden bilden ein Mosaik von Testisfollikeln und Ovariolen. Bei zwei Individuen wurden vereinzelter Eier zwischen Hodengewebe gefunden.

Möglicherweise ist die Intersexualität bei *Schizophyllum sabulosum* abhängig von der Einwirkung eines Wärmeschocks auf Gene, die das allgemeine hormonale Gleichgewicht bestimmen.

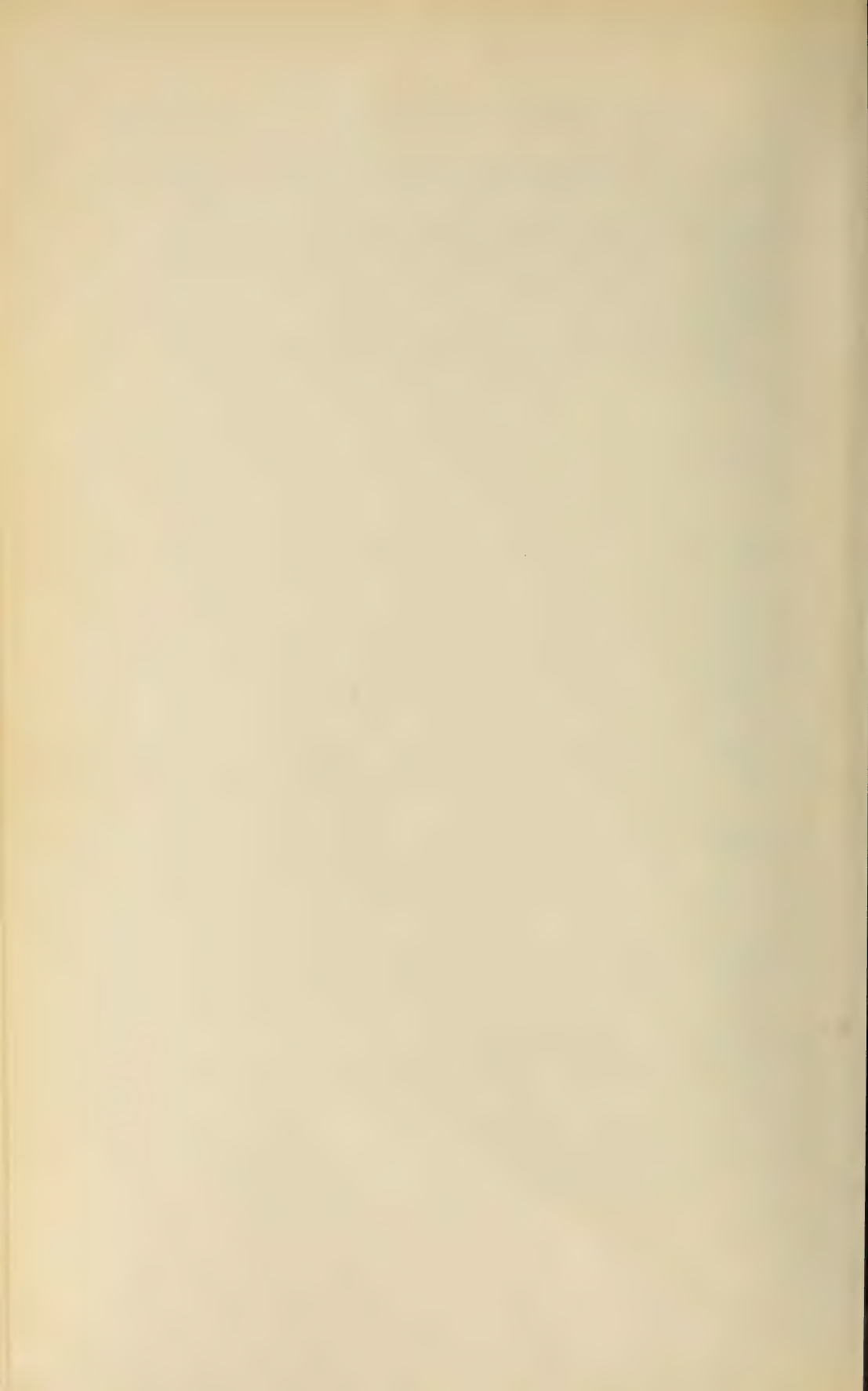
ACKNOWLEDGEMENTS

The help of Mrs. Jean Margaret PERTTUNEN, M. A., Dr. Vilho PERTTUNEN and Professor Esko SUOMALAINEN in the composition of the final shape of the multilingual manuscript is acknowledged with many thanks.

The study has received grants from the University of Helsinki and from the National Research Council for Sciences.

CITED AUTHORS

- ANDERSON, J. F. and HORSFALL, W. R. 1964. *Thermal stress and anomalous development of mosquitoes* (Diptera: Culicidae). I. Effect of constant temperature on dimorphism of adults of *Aedes stimulans*. J. Exp. Zool. 154: 67-107.
- BESSIÈRE, Cl. 1948. *La spermatogenèse de quelques Myriapodes Diplopodes*. Arch. Zool. Exper. Gener. 85: 149-236.
- BIGLER, W. 1921. *Über einige Diplopoden aus Holstein und über einen Fall von Gynandromorphismus bei Ophiulus fallax (Meinert)*. Festschr. Friedr. Zschokke: 1-14.
- CHARNIAUX-COTTON, H. 1962. *La croissance et la morphogenèse des caractères sexuels des Crustacés supérieurs et l'hormone androgène*. Bull. Soc. Zool. France 86: 484-499.
- HALKKA, R. 1958. *Life history of Schizophyllum sabulosum (L.)* (Diplopoda, Iulidae.) Ann. Zool. Soc. « Vanamo » 19, 4: 1-72.
- IWAKURA, C. 1959. *On the distribution of ovarian-inhibiting principle in the central nervous system of the crayfish, Procambarus clarkii*. Zool. Mag. (Tokyo) 68: 409-413.
- LEGRAND, J.-J. et JUCHAULT, P. 1963. *Mise en évidence d'un hermaphrodisme protogynique fonctionnel chez l'isopode Anthuridé Cyathura carinata (Kröyer) et étude du mécanisme de l'inversion sexuelle*. C. R. Acad. Sci. (Paris) 256: 2931-2933.
- SEILER, J. and Mitarbeiter, 1951. *Analyse des intersexen Fühlers von Solenobia triquetrella* (Psychidae, Lepid.). Rev. suisse Zool. 58: 489-495.
- 1964. *Sexuality as developmental process*. Proc. XI. Int. Congr. Genetics 2: 199-207.
- STERN, C. 1965. *Entwicklung und die Genetik von Mustern*. Naturwiss. 52: 357-365.



Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: *V. Dimorphismus und Bisexualität bei Asplanchna* *

von

Herbert KIECHLE und Hans BUCHNER

Zoologisches Institut der Universität München
(Direktor: Prof. Dr. H. Autrum)

Mit 4 Textabbildungen

*Meinem hochverehrten Lehrer und Freund Prof. J. Seiler
zu seinem 80. Geburtstag. H. Buchner.*

A. EINLEITUNG: DAS PROBLEM

Verschiedene Arten der Gattung *Asplanchna* besitzen, ähnlich wie auch andere Rädertierarten, die Potenz zu starker Variabilität. So fand DADAY (1888) bei *Asplanchna sieboldi* (LEYDIG), dass neben den von LEYDIG (1855) beschriebenen sackförmigen Weibchen zeitweise eine zweite Weibchenform mit mehreren konischen Erhöhungen oder Fortsätzen auftritt, die in ihrem Umriss an den der Männchen erinnert. WIERZEJSKI (1893), LANGE (1911) und WESENBERG-LUND (1930) bestätigten diese Beobachtung. LANGE bezeichnete die sackförmigen Tiere als *forma leydigii*, die männchenförmigen, durch Seitenanhänge ausgezeichneten Tiere als *forma ebbesbornii*. MITCHELL (1913) beschrieb schliesslich eine dritte, sehr grosse und glockenförmige Varietät (die *forma amphora* von

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

VOIGT, 1957), die sich kannibalisch von Männchen und Weibchen der eigenen Art ernähren soll.

Bei anderen *Asplanchna*-Arten wurden ähnliche Variationen gefunden. Bei *A. brightwelli* GOSSE beschrieben WANICZOWSKA (cit. nach DE BEAUCHAMP, 1928), POWERS (1912) und BIRKY (1964) einen Dimorphismus. BIRKY bezeichnete die sackartigen Weibchen als α -Form, die „männchenförmigen“ Weibchen als β -Form. *Asplanchna silvestris* DADAY zeigt nach ROUSSELET (1913) beide, *A. amphora* WESTERN sogar drei Varietäten (VOIGT, 1957). Abweichend variiert *A. priodonta* GOSSE: In manchen Teichen verlängern sich die Weibchen mit dem Ansteigen der Temperatur schlauchartig, so dass das Verhältnis von Länge zu Breite von 2:1 auf 5:1 ansteigt. Bisher nicht bekannt ist ein Dimorphismus nur bei *A. herricki* DE GUERNE und bei *A. intermedia* HUDSON (DE BEAUCHAMP, 1928; VOIGT, 1957). Zwar sind auch von *A. girodi* DE GUERNE nur sackförmige Weibchen bekannt, doch ist diese Art vielleicht selbst nur eine Varietät von *A. brightwelli* GOSSE (DE BEAUCHAMP, 1951; VOIGT, 1957).

Um einen Überblick über die verschiedenen Arten von *Asplanchna* und die oft verwirrenden Synonyme zu erleichtern, sind in der Tab. 1 das System der mitteleuropäischen *Asplanchna*-Arten.

TABELLE 1.

Zahl der morphologischen Varietäten bei den mitteleuropäischen Asplanchna-Arten.

Art	Synonym	Zahl der Varietäten
<i>A. herricki</i> DE GUERNE		1
<i>A. priodonta</i> GOSSE		2
<i>A. sieboldi</i> (LEYDIG)	<i>A. amphora</i> HUDSON <i>A. ebbesbornii</i> HUDSON	3
<i>A. brightwelli</i> GOSSE	<i>A. bowesi</i> <i>A. girodi</i> DE GUERNE (?)	2
<i>A. silvestris</i> DADAY		2
<i>A. amphora</i> WESTERN	<i>A. brightwelli</i> HARRING	3
<i>A. girodi</i> DE GUERNE	ev. = <i>A. brightwelli</i> GOSSE	1 (ev.2)
<i>A. intermedia</i> HUDSON	oft mit <i>A. brightwelli</i> GOSSE verwechselt	1

(in Anlehnung an VOIGT, 1957) und das Auftreten morphologischer Varietäten zusammengestellt.

Über die Ursache der morphologischen Variationen haben LANGE (1911), MITCHELL (1913) und BIRKY (1964) berichtet. Nach LANGE schlüpfen aus den Dauereiern von *A. sieboldi* stets sackförmige Tiere. Bei der von ihm gebotenen Futtermischung aus Brachioniden, *Triarthra*, *Pandorina* und *Euglena* traten in der dritten Generation erste Andeutungen von Seitenanhängen auf. In der 7. Generation waren alle Weibchen der *f. ebbesbornii* zuzurechnen. MITCHELL fand bei der gleichen Art, dass Nahrungswechsel die Formänderung auslöst. Werden an Stelle von *Paramecium* als Futter *Oxytricha*, *Euglena*, *Moina*, *Hydatina* oder *Brachionus* geboten, so entstehen aus den Weibchen der *f. leydigii* innerhalb weniger Generationen Weibchen der *f. ebbesbornii*. Durch Hunger kann diese Formänderung wieder rückgängig gemacht werden.

Dass die beiden bei heterogonen Rädertieren bekannten Fortpflanzungsarten nicht einer der beiden Varietäten fest zuzuordnen sind, war bereits DADAY (1881) klar. In beiden Varietäten traten miktische und amiktische Weibchen auf. Damit war aber noch nicht ausgeschlossen, dass die beiden Varietäten eine der beiden Vermehrungsarten bevorzugten. Tatsächlich war in MITCHELLS Zuchten bei der *f. leydigii* die Produktion von Männchen selten, bei der *f. ebbesbornii* aber häufig.

BIRKY (1964) kommt bei *A. brightwelli* GOSSE im wesentlichen zu gleichen Ergebnissen. Die α -Form (sie entspricht der *f. leydigii*) trat bei Fütterung mit Paramecien, die β -Form (= *f. ebbesbornii*) nach Fütterung mit *Eudorina* auf. Die mit *Eudorina* ernährten Tiere sind zudem grösser, neigen zu einer höheren Bisexualitätsrate und haben nur wenige Nachkommen. BIRKY vermutete daher, dass α - und β -Form nicht nur morphologisch, sondern ebenso physiologisch wohl unterschieden sind.

Im Gegensatz dazu fanden aber weder BUCHNER u. MULZER (1961) bei *Keratella quadrata* noch RAUH (1963) bei *Brachionus calyciflorus* eine Bindung der Fortpflanzungsart an bestimmte Varietäten. Daher sollte an einer *Asplanchna*-Art (*A. sieboldi* LEYDIG) erneut überprüft werden, ob ein kausaler Zusammenhang zwischen morphologischer Varietät einerseits und Vermehrungsrate sowie Neigung zur Bisexualität andererseits besteht.

B. MATERIAL UND METHODE

Die Versuchstiere gehören einer parthenogenetischen Linie (Klon) von *Asplanchna sieboldi* (LEYDIG) an, deren Stammutter im Mai 1964 im Ismaninger Speichersee bei München gefunden wurde. Die Tiere wurden bei $22 \pm 1^\circ \text{C}$ in täglich erneuerter Erdlösung gezüchtet (BUCHNER, 1936) und mit *Paramecium caudatum* gefüttert. Das Futter wurde zweimal täglich in einer solchen Menge zugesetzt, dass die Tiere zwar stets Nahrung hatten, jedoch eine Anreicherung von Abfallstoffen und eine damit verbundene Unterdrückung der Bisexualität vermieden wurde (BUCHNER u. KIECHLE, 1965).

Ein Teil der Asplanchnen wurde in Einzelzucht, ein anderer Teil in Massenzucht gehalten. Bei der Einzelzucht wurden die neugeborenen Töchter täglich zweimal abgefangen und einzeln in 3 ml Erdlösung weitergezüchtet. Mit dieser — aus technischen Gründen allerdings begrenzten — Methode war es möglich, die Stellung jedes Individuums innerhalb seiner Generation genau zu erkennen. In den Massenzuchten wurden am Ende des Versuches alle Weibchen isoliert und solange einzeln gehalten, bis auf Grund ihrer Nachkommen (Männchen, Weibchen, Dauerei) ihre amiktische oder miktische Natur festgestellt werden konnte.

Die bei bestimmten Versuchen als Futter verwendeten *Brachionus*-Arten (*Br. calyciflorus* und *Br. urceolaris*) wurden in Erdlösung gezüchtet und mit *Chlorella* und Hefe gefüttert.

C. VERSUCHSERGEBNISSE

1. DIE FORMÄNDERUNG BEI FUTTERWECHSEL

Wie in der Einleitung beschrieben, konnten MITCHELL (1913) und BIRKY (1964) durch qualitative Verschiedenheiten des Futters Formänderungen auslösen. Diese Beobachtung bestätigte sich auch in unseren Experimenten: Die mit Paramecien ernährten Weibchen waren ausnahmslos sackförmig, also der *f. leydigii* zuzurechnen. Ihre Länge schwankte zwischen 0,6 und 1,0 mm (Mittelwert $0,8 \pm 0,01$ mm) (Fig. 1). Wurden die Paramecien als Futter durch *Brachionus calyciflorus* ersetzt, so änderte sich die Körperform der

nächstfolgenden Generationen nicht. Erst ab der 6. Generation nach dem Futterwechsel traten bei den Weibchen die ersten Anzeichen eines Formwechsels auf: Das Körperende wurde schmaler und spitzer (Fig. 2). Ausserdem war in diesen Anfangsstadien ein dorsal

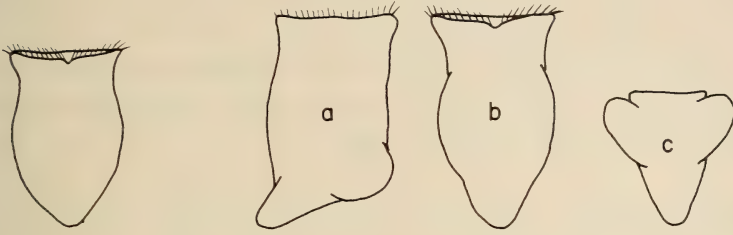


ABB. 1.

Asplanchna sieboldi.
Dorsalansicht der
forma leydigii.

ABB. 2.

Asplanchna sieboldi. Übergangsstadium zwischen
der *f. leydigii* und der *f. ebbesbornii*. a) Lateral-, b)
und c) Dorsalansicht; c) kontrahiertes Tier.

gelegener, mehr rundlicher Höcker angedeutet. Laterale Fortsätze liessen sich bei den normal schwimmenden Weibchen nicht erkennen (Fig. 2b). Wenn sie aber den Kopf einzogen, so wurden durch den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit seitlich kleine konische Fortsätze ausgestülpt (Fig. 2c). Erst in der 8. Generation traten Tiere auf, die auch bei normaler Haltung Lateralfortsätze besaßen. Zudem waren dorsaler und ventraler Fortsatz grösser und spitzer geworden. Fig. 3 zeigt die typische *f. ebbesbornii*, für deren endgültige Ausprägung in unseren Versuchen somit acht Generationen erforderlich waren. Ebenso entstanden Weibchen der *f. ebbesbornii* nach der

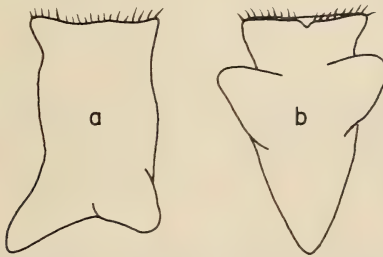


ABB. 3.

Asplanchna sieboldi. Lateral- (a) und Dorsalansicht (b) der *f. ebbesbornii*.

Umstellung der Fütterung von Paramecien auf *Brachionus urceolaris*, *Keratella quadrata* und *Eudorina elegans*. Ein Zusatz von *Euglena* oder *Chlorella* zum Paramecienfutter löste dagegen keine Variation aus. Entgegen den Angaben von MITCHELL (1913) reichte bei uns reine *Euglena*- oder *Chlorella*-Nahrung nicht aus, um die Zucht über mehrere Generationen zu erhalten (BUCHNER, KIECHLE u. HAMM, 1965).

Bei der Rückkehr zu reiner Parameciennahrung verliert die *f. ebbesbornii* in zwei bis vier Generationen ihre Seitenanhänge und wird wieder zur sackförmigen *f. leydigii*.

2. KÖRPERGRÖSSE UND NACHKOMMENZAHL BEIDER VARIETÄTEN

Da die Grösse der Asplanchnen bei höheren Temperaturen im Mittel abnimmt, wurden alle Zuchten bei $22 \pm 1^\circ \text{C}$ gehalten. Um altersbedingte Differenzen zu vermeiden, bestimmten wir die Länge der Weibchen stets zwei Tage nach deren Geburt, also nach dem Abschluss der praefertilen Phase und nach der Geburt der ersten Töchter (BUCHNER, KIECHLE u. HAMM, 1965). Bei Tieren dieses Alters fanden wir für beide Formen die in Tab. 2 angegebenen Längen.

TABELLE 2.

*Körperlänge der Weibchen von Asplanchna sieboldi
nach verschiedener Fütterung.*

forma	Futter	Körperlänge			n
		Min.	Max.	Mittel	
<i>leydigii</i>	<i>Paramecium caudat.</i>	0,6	1,0	$0,8 \pm 0,01 \text{ mm}$	540
<i>ebbesbornii</i>	<i>Brachion. calycifl.</i>	0,8	1,3	$1,0 \pm 0,01 \text{ mm}$	410
	<i>Brachion. urceolaris</i>	0,9	1,2	$1,0 \pm 0,02 \text{ mm}$	55
	<i>Eudorina elegans</i>	0,6	1,2	$0,9 \pm 0,03 \text{ mm}$	31

Die Tiere waren somit bei Fütterung mit Paramecien am kleinsten, bei Fütterung mit Brachioniden am grössten. Da ausser dem Futter alle Milieubedingungen identisch waren, können die Grössen-

differenzen nur auf die qualitativen Unterschiede der Nahrungsorganismen zurückgeführt werden.

Als Nachkommenzahl für einzeln gezüchtete amiktische Weibchen der *f. leydigii* fanden wir bei Paramecien-Nahrung im Mittel $16,6 \pm 0,2$ Töchter pro Muttertier ($n = 437$), für amiktische Weibchen der *f. ebbesbornii* bei Fütterung mit *Brachionus urceolaris* $16,9 \pm 0,3$ Töchter ($n = 84$). Deutlich geringer war die Töchterzahl bei einer Fütterung mit *Eudorina elegans*. Hier hatten 40 amiktische Weibchen im Mittel nur $6,7 \pm 0,5$ Töchter. Eine weitere Ausdehnung der Versuche mit *Brachionus urceolaris* war nicht möglich, da wir diese Art nicht in grösserem Umfang züchten konnten. Die geringe Zahl der Experimente mit *Eudorina* beruht darauf, dass sich *Asplanchna* mit dieser Grünalge als Futter nur schwer halten lässt.

Wir können also feststellen, dass die Zahl der Töchter eines amiktischen Weibchens von der Qualität des Futters abhängt und dass beide Varietäten eine identische Vermehrungspotenz besitzen.

3. KÖRPERFORM UND NEIGUNG ZUR BISEXUALITÄT

In Übereinstimmung mit den Befunden von BIRKY (1964) an *A. brightwelli* löste ein Wechsel von der Ernährung mit *Paramecien* zur Fütterung mit *Eudorina* auch bei *A. sieboldi* eine Zunahme der Bisexualität aus (Tab. 3).

TABELLE 3.

Asplanchna sieboldi. Zahl der miktischen Weibchen
bei Fütterung mit *Paramecium* bzw. mit *Eudorina*

Generation	Anteil miktischer Weibchen bei Fütterung mit	
	<i>Paramecien</i>	
M	1,6% ($n = 63$)	
	<i>Paramecien</i>	<i>Eudorina</i>
N ₁	2,9% ($n = 210$)	23,8% ($n = 164$)
N ₂	3,3% ($n = 211$)	26,2% ($n = 103$)

Das Gleiche ist der Fall bei der Umstellung auf Fütterung mit *Brachionus urceolaris* oder *Br. calyciflorus*. Tabelle 4 vergleicht die Bisexualität von sieben Geschwisterzuchten: Von sieben Weibchen wurden je zwei kurz nacheinander geborene, also etwa gleichalte amiktische Töchter isoliert weitergezüchtet. Eine der beiden Schwestern und ihre Nachkommen wurden mit *Paramecium*, die andere ¹ ebenfalls zusammen mit ihren Nachkommen — mit *Brachionus urceolaris* gefüttert. Nach fünf Tagen wurden alle Tiere der 14 Zuchten isoliert und durch Aufzucht der Anteil miktischer Weibchen bestimmt.

TABELLE 4.

Asplanchna sieboldi. Zahl der miktischen Weibchen nach fünf Tagen Fütterung mit *Paramecium* bzw. *Brachionus urceolaris*.

Zucht Nr.	Anteil miktischer Weibchen bei Fütterung mit		Statistische Sicherung
	<i>Paramecium</i>	<i>Brach. urceol.</i>	
1	4,5% (n = 110)	17,3% (n = 75)	P < 0,0027
2	9,0% (n = 122)	33,0% (n = 91)	P < 0,0027
3	2,8% (n = 78)	10,7% (n = 84)	P < 0,0027
4	7,0% (n = 157)	13,2% (n = 106)	P = 0,006
5	3,4% (n = 88)	26,9% (n = 67)	P < 0,0027
6	4,4% (n = 68)	33,3% (n = 33)	P < 0,0027
7	6,8% (n = 103)	26,3% (n = 38)	P < 0,0027
Mittel	5,4 ± 0,9% (n = 726)	23,0 ± 3,5 (n = 494)	P < 0,0027

Wie die Tabelle 3 zeigt, stieg die Bisexualität bereits in der dem Futterwechsel folgenden Generation. Sämtliche Weibchen gehörten zu dieser Zeit noch der Varietät *leydigii* an. Die Körpergestalt der mit *Brachionus urceolaris* gefütterten Weibchen änderte sich erst viel später (s.o.). Die Diskrepanzen, die in der Determination der Körpergrösse, der Körperform und der Bisexualität auftraten, sollten durch folgendes Experiment genauer untersucht werden (Fig. 4). Die Tiere wurden über mehrere Generationen hinweg in Einzelzucht gehalten und ihre Körperform, ihre Körperlänge (jeweils zwei Tage nach der Geburt) und die Höhe der Bisexualität jeder Generation festgestellt. Gefüttert wurde zunächst mit *Paramecien*. Ein Teil der N₂-Weibchen erhielt aber wenige Stunden nach der Geburt

Brachionus calyciflorus als Futter, der andere Teil wurde zur Kontrolle weiterhin nur mit *Paramecien* gefüttert. Bereits die mit *Brachionus* gefütterten Tiere dieser Generation erreichten eine grössere Länge als ihre Mütter und die gleichalten Kontrolltiere, obwohl sie in den ersten Stunden ihres Lebens ebenfalls mit *Paramecien* gefüttert worden waren. Die Höhe der Bisexualität und die Körperform waren dagegen unverändert.

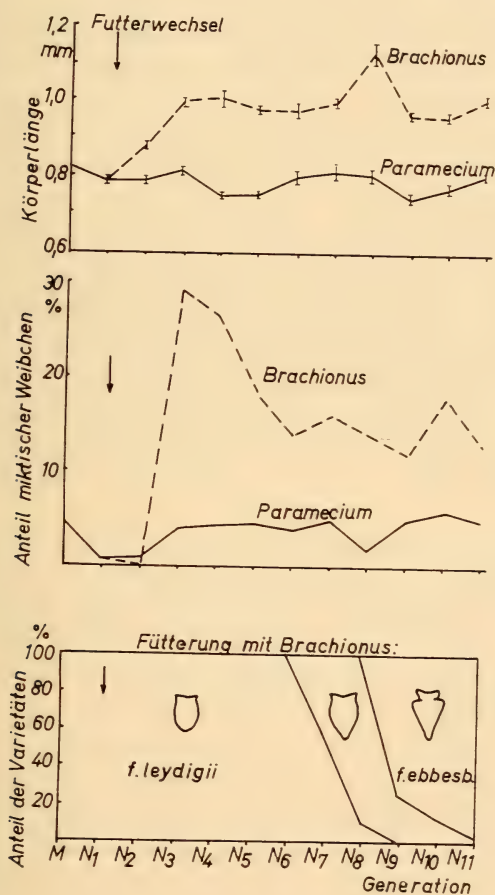


ABB. 4.

Asplanchna sieboldi. Körperlänge, Prozentsatz miktischer Weibchen und Anteil der Varietäten bei Fütterung mit *Paramecium caudatum* oder *Brachionus calyciflorus*.

In der folgenden N_3 -Generation hatten die mit *Brachionus* ernährten Weibchen die volle Grösse erreicht und waren zu einem grossen Teil (29%) miktisch, ihrer Körperform nach aber eindeutig der *f. leydigii* zuzurechnen. Die Kontrolltiere dagegen blieben in ihrer Grösse und in ihrer Neigung zur Bisexualität unverändert.

In den folgenden Generationen blieb die Körperlänge der mit *Brachionus* ernährten Tiere etwa gleich und war stets deutlich über der Länge der nur mit Paramecien ernährten Kontrolltiere. Die Bisexualität sank in der N_4 -Generation wieder ab, lag aber noch über der Mixis der Kontrollzuchten. Der Formwechsel begann dagegen erst in der N_7 -Generation, also sechs Generationen nach dem Futterwechsel.

Steigerung der Körperlänge, Erhöhung der Bisexualitätsrate und Änderung der Körperform wurden demzufolge durch den Futterwechsel ausgelöst, benötigten aber zu ihrer vollen Ausprägung verschieden lange: Die Körpergrösse änderte sich bereits bei den Tieren, die erstmals das neue Futter bekamen; die Fortpflanzungsart dieser Weibchen war bereits determiniert, änderte sich aber in der folgenden Generation, während die Umwandlung der Varietät *leydigii* in die *f. ebbesbornii* erst nach fünf Generationen einsetzte und nach weiteren zwei Generationen vollendet war. Die Generation mit der höchsten Bisexualitätsrate bestand demzufolge nur aus sackförmigen Tieren der *forma leydigii*.

Diese Beobachtungstatsachen werden durch weitere Versuche gestützt. Wie schon erwähnt, reichten für unsere Zuchten *Euglena* und *Chlorella* als alleiniges Futter für eine länger dauernde Zucht nicht aus. Wurden die Algen aber zusammen mit Paramecien geboten, so liessen sich die Kulturen unbegrenzt bei voller Vitalität erhalten. Ausserdem löste der Algenzusatz einen steilen Anstieg der Bisexualität aus. Die Körperform dagegen änderte sich nicht.

In Tab. 5 sind als Beispiele die Ergebnisse von drei Versuchen zusammengestellt. Einer mit Paramecien gefütterten Linie wurden drei Weibchen entnommen. Je zwei, etwa gleichalte Töchter dieser Tiere wurden isoliert unter verschiedenen Bedingungen weitergezüchtet. Eines erhielt zusammen mit seinen Nachkommen nur *Paramecium*, die Schwester und ihre Nachkommen aber zusätzlich *Euglena*. Nach sechs Tagen wurde der Anteil der miktischen Tiere in den sechs Zuchten bestimmt (Tab. 5).

TABELLE 5.

Asplanchna sieboldi. Anteil der miktischen Weibchen
nach sechs Tagen Fütterung mit *Paramecium* bzw.
mit einer *Paramecium-Euglena*-Mischung.

Zucht Nr.	Anteil miktischer Weibchen nach Fütterung mit		Statist. Sicherung
	<i>Paramecium</i>	<i>Param.</i> + <i>Euglena</i>	
1	6,8% (n = 88)	40,7% (n = 54)	P < 0,0027
2	9,1% (n = 77)	46,6% (n = 71)	P < 0,0027
3	7,5% (n = 94)	26,9% (n = 26)	P < 0,0027
1-3	7,7% (n = 259)	41,1% (n = 151)	P < 0,0027

Während in den Kontrollzuchten (reine *Paramecium*-Nahrung) die Neigung zur Bisexualität gering blieb, stieg in den mit *Paramecium* + *Euglena* gefütterten Kulturen die Zahl der miktischen Weibchen im Mittel auf mehr als 40% an. Diese Zunahme der Bisexualität war annähernd gleich jener, die wir bei der Umstellung von reiner *Paramecium*-Fütterung auf Fütterung mit *Eudorina* oder *Brachionus* beobachten konnten. Während aber bei diesen Umstellungen nach einigen Generationen die *f. ebbesbornii* auftrat,

TABELLE 6.

Asplanchna sieboldi. Anteil miktischer Weibchen
nach sechs Tagen Fütterung mit *Paramecium*, *Eudorina*,
Brachionus und *Paramecium* + *Chlorella*.

Zucht Nr.	Anteil miktischer Weibchen bei Fütterung mit		
	<i>Paramecium</i>	<i>Eudorina</i>	<i>Param.</i> + <i>Chlorella</i>
1	2,9% (n = 210)	23,8% (n = 164)	23,1% (n = 307)
2	3,3% (n = 211)	26,2% (n = 103)	27,7% (n = 271)
	<i>Paramecium</i>	<i>Brachion. urc.</i>	<i>Param.</i> + <i>Chlorella</i>
3	4,5% (n = 110)	17,3% (n = 75)	19,6% (n = 153)
4	7,5% (n = 120)	29,6% (n = 115)	24,1% (n = 170)

blieb — wie schon beschrieben — beim Zusatz von *Euglena* oder *Chlorella* die *f. leydigii* erhalten. Tabelle 6 vergleicht erneut Geschwisterzuchten mit verschiedener Fütterung. Das Ergebnis deckt sich mit dem der bisher geschilderten Experimente.

Der Algenzusatz steigert also die Neigung zur Bisexualität, ändert aber — auch bei monatelangen Versuchen — die Körperform nicht. Die Tiere sind eindeutig der *leydigii*-Varietät zuzurechnen.

Es wäre möglich, dass zwar die Grünalgen bisexualitätssteigernd und formändernd wirken, die Paramecien aber die Formänderung unterdrücken. Dann müsste ein Mischfutter aus *Brachionus* und *Paramecium* die gleiche Wirkung wie Algenzugabe zeigen: Weibchen der *f. leydigii* mit hoher Bisexualität. Im Versuch (Tabelle 7) nahm tatsächlich die Mixis der Weibchen stark zu. Aber diese wurden auch grösser und bildeten nach einigen Generationen die typischen Körperanhänge der *f. ebbesbornii* aus.

TABELLE 7.

Anteil miktischer Weibchen und Anteil der forma leydigii bei Fütterung mit Paramecium bzw. mit Brachionus + Paramecium. Gezählt wurden jeweils 100 Tiere.

Generation	Fütterung mit <i>Paramecium</i>		Fütterung mit <i>Brachionus</i> + <i>Paramecium</i>	
	Anteil mikt. Weibchen	Anteil der <i>f. leydigii</i>	Anteil mikt. Weibchen	Anteil der <i>f. leydigii</i>
M	7%	100%	7%	100%
N ₁	8%	100%	41%	100%
N ₂	12%	100%	38%	100%
N ₃	10%	100%	27%	100%
N ₄	9%	100%	21%	100%
N ₅	11%	100%	23%	82%
N ₆	8%	100%	24%	64%
N ₇	15%	100%	25%	22%
N ₈	12%	100%	23%	4%

Die *Paramecien* verhindern also nicht die Entstehung der *f. ebbesbornii*. Die Grünalgen steigern nur die Neigung zur Bisexualität; die Formänderung ist nicht mit dieser Steigerung der Mixis verknüpft.

D. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Nach den Befunden von MITCHELL (1913) und besonders von BIRKY (1964) schienen die beiden Formtypen, in denen die Mehrzahl der *Asplanchna*-Arten auftritt, morphologisch und fortpflanzungsphysiologisch geschieden: Die sackartigen Weibchen der *f. leydigii* (α -Typ nach BIRKY) sind im Mittel kleiner, haben im Durchschnitt eine höhere Nachkommenzahl und besitzen eine geringere Neigung zur Bisexualität als die Weibchen der *f. ebbesbornii* (β -Typ).

Letztere waren in unseren Zuchten von *Asplanchna sieboldi* deutlich grösser als die mit Paramecien gefütterten Tiere der *f. leydigii*. Dies stimmt mit den Angaben von MITCHELL für unsere Art, von WESENBERG-LUND (1939) für *Asplanchna amphora* WESTERN und von BIRKY (1964) für *A. brightwelli* GOSSE überein. Dagegen fand LANGE (1911) bei *A. sieboldi*, dass die Weibchen der *f. leydigii* die Weibchen der *f. ebbesbornii* an Grösse übertreffen. WESENBERG-LUND (1930) beschrieb beide Formen als gleich gross. Da LANGE für die Weibchen der *f. leydigii* eine Länge von nur 0,55-0,65 mm angibt, müssen die von ihm untersuchten Weibchen der *f. ebbesbornii* ungewöhnlich klein gewesen sein. Vielleicht handelte es sich bei ihnen um Hungerformen (nach MITCHELL würde allerdings Hunger die Ausbildung der *f. ebbesbornii* unterdrücken!) oder um sonstwie geschädigte Tiere, da alle amiktischen Weibchen nach sieben Generationen starben, ohne sich fortzupflanzen.

Auch in unseren Zuchten traten Weibchen der *f. leydigii* auf, die die gleiche Grösse besaßen, wie sie für die *f. ebbesbornii* typisch war: Wie beschrieben, nahm ja die Körpergrösse bereits bei den *leydigii*-Weibchen zu, die in ihrer Jugend auf Fütterung mit *Brachionus* umgestellt wurden. Mehrere Generationen lang traten dann grosse Weibchen auf, die aber in ihrer äusseren Gestalt nicht von *Paramecium*-ernährten Tieren der *f. leydigii* zu unterscheiden waren (Fig. 4). Der Futterwechsel löste wohl Änderungen der Körpergrösse und Körperform aus, doch verging eine verschieden lange Zeit bis zur beobachtbaren Ausprägung dieser Änderungen. Eine starre Korrelation zwischen Form und Grösse besteht somit nicht.

Über Unterschiede in der Nachkommenzahl beider Varietäten berichtete bisher nur BIRKY (1964) bei *A. brightwelli*. Bei *Parame-*

cium-Fütterung hatten die amiktischen Weibchen von zwei Klonen im Mittel 8-10 Töchter, bei *Eudorina*-Fütterung 1-2 Töchter pro Muttertier. Ähnlich grosse Unterschiede zeigten sich auch in unseren Versuchen mit *A. sieboldi*: 16,6 Töchter pro Mutter bei *Paramecium*-Fütterung gegenüber 6,7 Töchtern bei *Eudorina*-Fütterung. Doch sind diese Differenzen direkt vom Futter und nicht vom morphologischen Typ der Mutter abhängig: Die mit *Brachioniden* ernährten Weibchen der *f. ebbesbornii* hatten mit 16,9 Töchtern die gleiche Nachkommenzahl wie die Weibchen der *f. leydigii*.

Ein kausaler Zusammenhang zwischen dem morphologischen Typ und der Neigung zur Bisexualität erschien nach den Ergebnissen von MITCHELL (1913) und BIRKY (1964) wahrscheinlich. Beide Eigenschaften — Varietät und Höhe der Maxis — werden sicherlich vom Futter beeinflusst. Doch muss ein Nahrungswechsel nicht beide ändern, er kann auch — wie der Zusatz bestimmter Grünalgen — nur die Bisexualität steigern, die Körperform aber unbeeinflusst lassen. Ähnlich wie bei der Körpergrösse fehlt zudem beim Übergang zur Fütterung mit *Brachionus*, *Keratella* oder *Eudorina* ein zeitlicher Zusammenhang zwischen Formwechsel und Steigerung der Bisexualität. Die Maxis steigt bereits in der dem Futterwechsel folgenden Generation steil an und nimmt in der Folge wieder etwas ab. Zu dem Zeitpunkt, an dem die ersten Weibchen der *f. ebbesbornii* auftreten, ist dieses Maximum der Bisexualität längst überschritten. Damit ist es nicht möglich, den beiden Varietäten eine bestimmte Neigung zur Bisexualität zuzuordnen. Die Weibchen der *f. leydigii* können in ebenso hohem Masse miktisch sein wie die Tiere der *f. ebbesbornii*. Allerdings konnten wir bisher noch keine Milieusituation finden, in der die Weibchen der *f. ebbesbornii* sich ausschliesslich parthenogenetisch vermehren, wie dies bei der *f. leydigii* unter bestimmten Bedingungen zutrifft.

Hier mag daran erinnert werden, dass weder BUCHNER u. MULZER (1961) bei Freilandbeobachtungen an *Keratella*, noch RAUH (1963) in Versuchen mit *Brachionus calyciflorus* die Bevorzugung einer der beiden Fortpflanzungsarten durch bestimmte Varietäten fanden. Wurde durch bestimmte Milieueinwirkungen eine Erhöhung der Bisexualität von *Brachionus calyciflorus* ausgelöst, so blieb die Varietät der Kulturen davon unberührt (BUCHNER, MULZER u. RAUH, 1957).

E. ZUSAMMENFASSUNG

1. *Asplanchna sieboldi* tritt in mehreren Varietäten auf. Die hier beschriebenen Versuche sollten prüfen, ob die morphologisch gut unterschiedenen Varietäten *f. leydigii* und *f. ebbesbornii* — wie vielfach angenommen — auch fortpflanzungsbiologisch (Nachkommenzahl) und fortpflanzungsphysiologisch (Neigung zur Bisexualität) zu trennen sind.
2. Die beiden Varietäten lassen sich durch geeignete Fütterung gewinnen und durch den Wechsel des Futters beliebig ineinander umwandeln. Parameciumfütterung lässt die *f. leydigii*, Fütterung mit *Brachionus*-Arten, *Keratella* oder *Eudorina* lässt die *f. ebbesbornii* entstehen.
3. Die Weibchen der *f. ebbesbornii* wurden in unseren Zuchten meist grösser als gleichalte Tiere der *f. leydigii*. Eine starre Korrelation zwischen Form und Grösse besteht jedoch nicht.
4. Bei qualitativ verschiedener Fütterung traten deutliche Unterschiede in der Nachkommenzahl auf. Diese Unterschiede sind aber nicht den beiden morphologischen Varietäten zuzuordnen.
5. Auch die Neigung zur Bisexualität ist vom Futter abhängig. Doch lässt sich durch geeignete Fütterung die Zahl der miktischen Tiere steigern, ohne dass sich gleichzeitig oder später die Körperform ändert. Unter bestimmten Futterbedingungen besitzen Weibchen der *f. leydigii* eine gleich hohe Bisexualitätsrate wie Weibchen der *f. ebbesbornii*.
6. Bei Futterumstellungen, die sowohl die Neigung zur Bisexualität als auch Varietät und Körpergrösse ändern, treten diese Änderungen in sehr verschiedenem Abstand vom Futterwechsel auf. Die Körpergrösse ändert sich sofort, die Mixis steigt in der folgenden Generation, die Körpergestalt verändert sich dagegen erst sechs bis acht Generationen nach dem Futterwechsel.

SUMMARY

Asplanchna sieboldi occurs in several varieties. Experiments were made to find out if the morphologically different varieties

f. leydigii and *f. ebbesbornii* also differ, as it is often assumed, in biological (number of offspring) and physiological respect (bisexuality rate). Both varieties can be obtained by suitable feeding.

Though the females of *f. ebbesbornii* were mostly larger, no rigid correlation between form and size can be proved. Nor does the number of offspring, dependent on food, show any differences typical of either variety.

The bisexuality rate depends in the same way on the kind of food organisms. However, by suitable feeding the number of mictic animals can be increased without any change of variety occurring either at once or later. Given a certain diet, females of *f. leydigii* have the same bisexuality rate as females of *f. ebbesbornii*. After dietary changes, which affect the bisexuality rate as well as the variety and body size, the transformations do not occur simultaneously: The size changes immediately, the mixis increases in the following generation, the variety changes only six to eight generations after the diet was changed.

RÉSUMÉ

Asplanchna sieboldi présente plusieurs variétés. Les recherches qui font l'objet du présent travail visaient à déterminer si les variétés *f. leydigii* et *f. ebbesbornii*, morphologiquement bien distinctes, se différencient aussi par leur potentiel de multiplication (nombre de descendants) et leur mode de reproduction (tendance à la bisexualité). Les deux variétés peuvent être obtenues par l'emploi d'une nourriture appropriée.

Bien que les femelles de la *f. ebbesbornii* soient en général plus grandes, on ne constate aucune corrélation entre la forme et la grandeur. D'autre part, le pouvoir de multiplication, fonction de la nourriture, ne présente pas de différences inhérentes à l'une ou l'autre variété.

La disposition à la bisexualité dépend de la nature des organismes alimentaires. Il est possible d'augmenter le nombre des individus mictiques par une nourriture appropriée, sans qu'il en résulte un changement de forme immédiat ou tardif. Pour une alimentation donnée, la *f. leydigii* présente le même pourcentage de femelles mictiques que la *f. ebbesbornii*. Lors de changements de nourriture qui

affectent aussi bien la disposition à la bisexualité que la variété et la grandeur, ces modifications ne se produisent pas simultanément. La grandeur se modifie tout de suite, la bisexualité augmente à la génération suivante et la forme n'est affectée qu'après 6-8 générations.

F. LITERATURVERZEICHNIS

- BEAUCHAMP, P. 1928. *Coup d'œil sur les recherches récentes relatives aux rotifères et sur les méthodes qui leur sont applicables*. Bull. Biol. France-Belgique 62: 51-125.
- 1951. *Sur la variabilité spécifique dans le genre Asplanchna (Rotifères)*. Bull. Biol. France-Belgique 85: 137-175.
- BIRKY, C. W. 1964. *Studies on the Physiology and Genetics of the Rotifer, Asplanchna. I. Methods and Physiology*. Journ. exp. Zool. 155: 273-291.
- BUCHNER, H. 1936. *Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der Rädertiere*. Z.schr. indukt. Abstamm.-Vererb.-lehre 72: 1-49.
- und KIECHLE, H. 1965. *Die Determination der heterogenen Fortpflanzungsarten bei den Rädertieren*. Naturwiss. 52: 647.
- KIECHLE H. und HAMM, P. 1965. *Zur Fortpflanzungsbiologie der Rädertiere*. Naturwiss. 52: 352.
- und MULZER, F. 1961. *Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: II. Der Ablauf der Variation im Freien*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 50: 330-374.
- MULZER, F. und RAUH, F. 1957. *Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: I. Problemstellung und vorläufige Mitteilung über die Ergebnisse*. Biol. Zentralbl. 76: 289-315.
- DADAY, V. 1888. *Ein interessanter Fall der Heterogenesis bei den Rädertieren*. Math. u. Naturwiss. Ber. Ungarn 7: 140.
- LANGE, A. 1911. *Zur Kenntnis von Asplanchna sieboldi Leydig*. Zool. Anz. 38: 433-441.
- LEYDIG, F. 1855. *Über den Bau und die systematische Stellung der Rädertiere*. Z. wiss. Zool. 6: 1-120.
- MITCHELL, C. W. 1913. *Sex determination in Asplanchna amphora*. J. exper. Zool. 15: 225-255.
- POWERS, J. H. 1912. *A case of Polymorphism in Asplanchna simulating a mutation*. Americ. Natural. 46: 441-462, 526-552.
- RAUH, F. 1963. *Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: III. Die experimentelle Beeinflussung der Variation von Brachionus calyciflorus und Brachionus capsuliflorus*. Z. Morph. Ökol. Tiere 53: 61-106.

- ROUSSELET, C. F. 1913. *The Rotifera of Devils Lake*. Journ. Quekett microsc. Club, Ser. II, 12: 57-64.
- VOIGT, M. 1957. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Berlin.
- WESENBERG-LUND, C. 1930. *Contributions to the Biology of the Rotifera: II. The Periodicity and Sexual Periods*. Kopenhagen.
- 1939. *Biologie der Süßwassertiere*. Wien.
- WIERZEJSKI, A. 1893. *Rotatoria Galicyi*. Krakau.
-

Experimenteller Nachweis der Beeinflussung
des Elektrokardiogramms (EKG)
dekapoder Krebse (*Astacus fluviatilis* F.,
Astacus leptodactylus E.,
Carcinus maenas L.) durch optische Reize*
(*Opto-cardialer Hemmreflex*)

von

H. MISLIN

Institut für Physiologische Zoologie, Univ. Mainz

Mit 9 Textabbildungen

Bekanntlich unterscheidet sich das Dekapodenherz durch mehrere physiologische Eigenschaften vom Wirbeltierherzen: Es folgt nicht dem Alles- oder Nichts-Gesetz, es ist tetanisierbar und geht, wenn isoliert, allmählich in systolischen Stillstand über; Acetylcholin bewirkt Frequenzsteigerung und verstärkt die Amplitude; gleichsinnig wirken auch Adrenalin und gewisse körpereigene Substanzen (Augenstielextrakt, Pericardialorganextrakt). Das Dekapodenherz ist an fünf ligamentösen Muskelzügen am Pericard aufgehängt. Letzteres ist mit Blut gefüllt und sicher kein mit dem Wirbeltierpericard vergleichbarer cölomatischer Raum. Die Wirkung des Füllungsdruckes auf die Herztätigkeit ist wesentlich geringer als beim Wirbeltierherzen. Die Herzwand besteht aus einem Syncytium quergestreifter Muskelfasern, und das Herz

* Herrn Prof. Dr. J. SEILER zum 80. Geburtstag.

hat eine neurogene Automatie. Nachdem es schon früher verschiedenen Autoren gelungen war, offenbar über regulierende Herznerven, mit diversen Reizen eine Verlangsamung bzw. Beschleunigung der Herzfrequenz herbeizuführen, sollte geprüft werden, ob auch Sinnesreize einen entsprechenden Einfluss auf die Herzaktivität und im besonderen auf das EKG haben können.

INNERVATIONSVERHÄLTNISSE

Das Dekapodenherz besitzt ein komplexes Nervensystem aus grösseren und kleineren Ganglienzellen. FLOREY (1960) hat nachgewiesen, dass 4 kleinere Ganglienzellen rhythmisch 5 grosse Motoneuronen, welche direkt auf den Herzmuskel einwirken, stimulieren. Bei *Palinurus japonicus* hat MATSUI (1959) am isolierten Herzgangliensystem Spontanrhythmen festgestellt. Ebenfalls sind vom Unterschlundganglion zum Herzen ziehende fördernde und hemmende Nervenfasern nachgewiesen worden. Herzreflexe, die auf die Wirkung der hemmenden Herznerven zu beziehen sein dürften, sind bei den dekapoden Krebsen schon sehr lange bekannt. Es gelang verschiedenen Autoren, durch mechanische, thermische oder auch chemische Reize diastolischen Herzstillstand herbeizuführen. Der Hemmreflex wurde durch Beklopfen des Rückenpanzers, Abschneiden einer Extremität, Berühren mit Heizdraht oder Aetzen mit Säure, am sichersten bei gesunden und kräftigen Tieren, erzielt. Der Herzstillstand kann Sekunden oder mehrere Minuten andauern. Die Dauer des Stillstandes war abhängig von der Erregbarkeit des Krebses und der Reizstärke. Bei gleichzeitiger elektrischer Reizung beschleunigender und hemmender Nervenfasern fand FLOREY, dass der hemmende Nerv in der Regel der überlegene war. Für eine Herzbeschleunigung, die ebenfalls reflektorisch zu erzielen war, ermittelten bereits JOLYET und VIALLANES (1893) eine Reihe wirksamer Reize: Hochheben eines Panzerstückchens von der Hypodermis, schwache faradische Reizung der Magenwand, Betupfen der Oberlippe mit Säuren. Es ist aber zweifellos bedeutend schwieriger, auf reflektorischem Weg eine Herzbeschleunigung als eine Hemmung hervorzurufen. Es ergibt sich somit, dass der hemmende Zügel der regulierenden Herznerven bei den Dekapoden über den accelerierenden dominiert.

Alle diese Versuch sind aber an gefesselten, immobilisierten und narkotisierten Tieren ausgeführt worden. Es schien mir darum von besonderem Interesse, eine Methode zu entwickeln, die es erlaubt, vom völlig freibeweglichen Tier das Elektrokardiogramm (EKG) unmittelbar vom Herzen abzuleiten.

METHODISCHES

Zur Ableitung des Ekg wird der dorsale Carapax im hinteren Cephalothoraxdrittel, unmittelbar über dem Herzen (Cardia-region), mit einem Metallbohrer von Hand gelocht. Die Hypo-

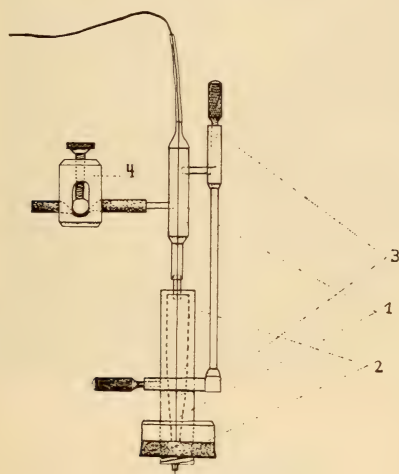


ABB. 1.

Pt-Aspirationselektrode (1) mit Elektrodenhalterung (2, 3) und Schlauchklemme (4) aus Resalglas zur Montage an der Cardiaregion des Carapax am freibeweglichen Krebs.

dermis soll dabei nicht verletzt werden. In das Loch von d 5 mm wird als Elektrodenhalterung ein Resalglasrohr mit Gewinde eingeschraubt (Abb. 1 (2)). Zur Stabilisierung und völligen Abdichtung wird ein Gummiring des Resalglasrohrs dem Panzer aufgespreßt. Als Ableitelektrode wird wiederum eine Pt-Aspirationselektrode (1) verwendet. Sie wird an ihrem oberen Abschnitt an einem Resalglasstab fixiert (3), der an seiner Basis einem Resal-

glasring aufsitzt. Dieser Halterring (3) hat eine äussere Führung am im Carapax festsitzenden Rohr und erlaubt eine beliebige Verschiebung der Elektrode nach oben und nach unten. Der Ring

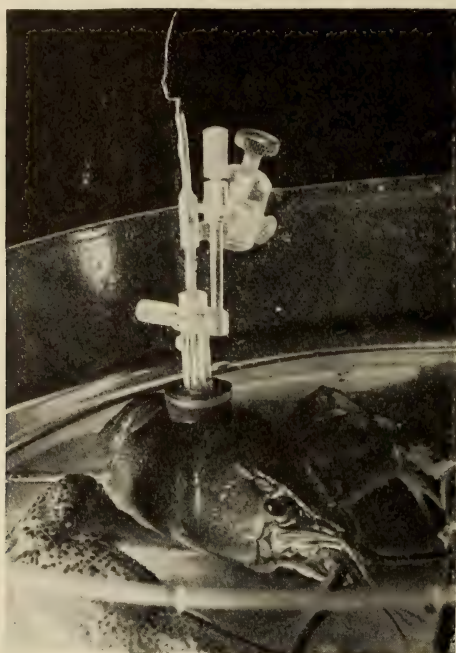


ABB. 2.

*Astacus lept.*L. mit implantierter Aspirationselektrode,
frei beweglich.

wird am Rohr zur Aspiration festgeschraubt. Der Pt-Draht der Elektrode verläuft in einem besonders feinen PVC-Schlauch. Zur Ansaugung wird die Hypodermis durch schraubige Bewegungen lokal durchstochen und der Aspirationsschlauch nur wenige mm zum Herzen vorgetrieben. Die Ableitung des Aktionsstroms erfolgt auch mit dieser modifizierten Elektrode, wie früher beschrieben (MISLIN 1963¹). Das Ableitkabel wird nach oben geführt und über dem Tier so fixiert, dass seine völlige Bewegungsfreiheit garantiert ist. Die Krebse sind bei diesen Untersuchungen vollständig im Wasser untergetaucht. Eingriff und Montage der Elektrodenhalter-

ung wird von den Versuchstieren auffallend gut vertragen. Einzelne *Astacus*-Exemplare wurden mit der am Carapax montierten Elektrodenhalterung mehrere Monate im Versuch gehalten (Abb. 2).

VERSUCHSERGEBNISSE

Vorversuche ergaben, dass *Astacus fluviatilis*, *Astacus leptodactylus* und *Carcinus maenas* auf feines Anspritzen mittels einer

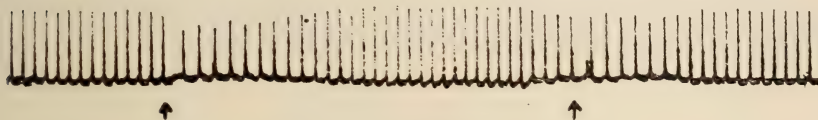


ABB. 3.

Vibrationsreiz, Ausschnittsvergrößerung Herz in situ, EKG:
*Astacus lept.*L., 18 bis 20° 1 C.

Pipette in der Regel mit typischen Änderungen der Herzaktionsströme reagieren. Es wird eine negativ chronotrope wie auch negativ inotrope Wirkung beobachtet. Dabei ist auch häufig kurz-

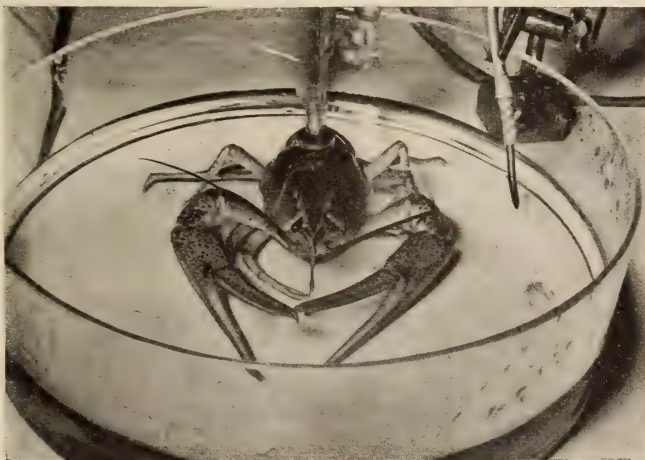


ABB. 4.

Astacus leptodactylus mit typischer Scherenhaltung bei Vibrationsreiz. Rechts im Versuchsgefäß eingetaucht die indifferente Elektrode.

fristiger Herzstillstand aufgetreten. Ähnliche Effekte werden durch rasche Berührungsreize (Augenstiele, Scheren, Antennen und Carapax) erzielt. Die häufigsten Reaktionen wurden bei Augenstielberührung (85%) und bei Scherenberührung (78%) erhalten. Bei Antennenberührung lagen die positiven Werte wesentlich niedriger (33%). Ähnliche Reaktionen traten auch bei Erschütterungsreizen auf. Leichtes Anschlagen des Versuchsgefäßes, in welchem sich die Krebse frei bewegen konnten (Abb. 3), ergab ebenfalls auffallend häufig Reizerfolg (80%). Gleichzeitig zeigte *Astacus leptodactylus* auf derartige Vibrationsreize typische Abwehrstellungen mit Aufrichten des Vorderkörpers und Scherenöffnen (Abb. 4).

OPTISCHE REIZE

1. *Bewegungssehen*: Wird ein Gegenstand in ca. 20 cm Entfernung vor den Augen des Krebses vorbeigeführt, so treten die oben erwähnten Herzaktionen besonders häufig auf. Die Tiere

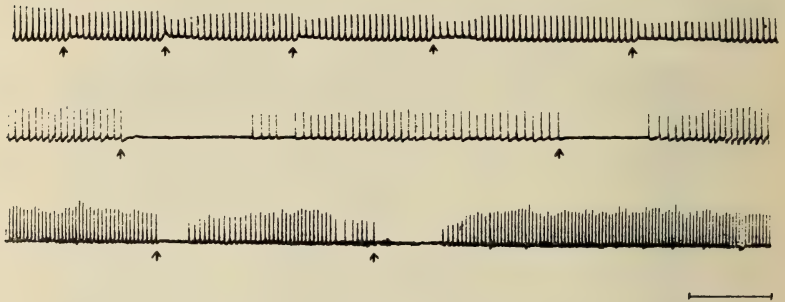


ABB. 5.

Bewegungssehen (helladaptiert)
 obere Kurve: *Astacus leptodactylus* L.
 mittlere Kurve: *Astacus fluviatilis* F.
 untere Kurve: *Carcinus maenas*
 Herz in situ, EKG, 18 bis 20° C.

reagieren meistens, ohne äussere Bewegungserscheinungen erkennen zu lassen, mit kurzfristiger Abnahme der Frequenz und Amplitude am EKG (Abb. 5). Nach etwa 8-9 Spikes ist die ursprüngliche Potentialhöhe wieder erreicht, während die Frequenz sich

bereits nach 4-5 Spikes normalisiert hat. Die Pfeile auf den Kurvenbeispielen signalisieren den Beginn der Bewegung des Reizobjektes. Hell- oder dunkeladaptierte Tiere (jeweils mehrere Tage) zeigen

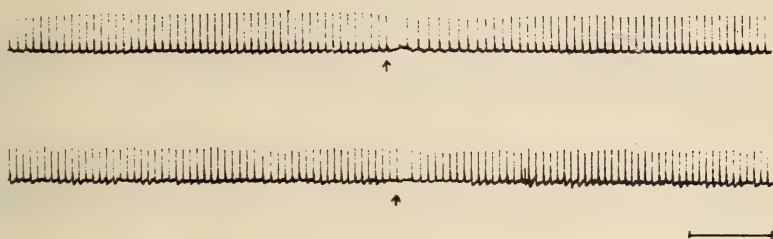


ABB. 6.

Obere Kurve: Bewegungssehen, helladaptiert
untere Kurve: Bewegungssehen, dunkeladaptiert
Herz in situ, EKG: *Astacus lept.* L., 18 bis 20° C.

auf Bewegungssehen keine wesentlichen Unterschiede. Von Hellaadaptierten zeigen 54%, von Dunkeladaptierten 58% die erwähnten Änderungen am EKG. Signifikante Unterschiede bestehen also in den beiden Versuchsgruppen nicht. Hingegen zeigen dunkeladaptierte Krebse in fast verdunkeltem Raum nur in 32% der untersuchten Fälle eine Frequenz- und Amplitudenabnahme (Abb. 6 und 7).

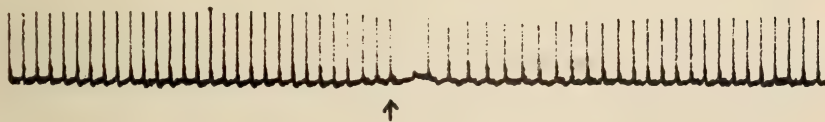


ABB. 7.

Bewegungssehen, Ausschnittsvergrößerung, helladaptiert
Herz in situ, EKG: *Astacus lept.* L., 18 bis 20° C.

2. Lichtreiz

a) weisses Licht: Durch Lichtreize von einem Elektronenblitzgerät (Braun Hobby Automatic) wird das EKG des Flusskrebsses ähnlich wie durch Bewegungssehen beeinflusst. Das verwendete Reizgerät hat eine Blitzarbeit von 165 Ws, pro Einzelblitz beträgt

die Lichtmenge ca. 5600 lms. Die Abstände vom Versuchstier bis zum Reflektor lagen zwischen 10 und 40 cm. Als günstigster Neigungswinkel Reflektor/Tier erwies sich 45°. Der Krebs wurde jeweils direkt von vorne angeblitzt, wobei die Reflektorstellung

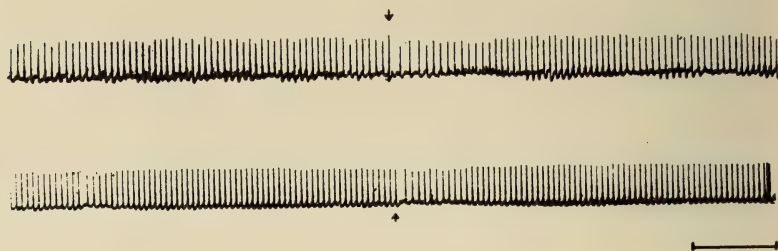


ABB. 8.

Belichtungsreiz
 obere Kurve: helladaptiert
 untere Kurve: dunkeladaptiert
 Herz in situ, EKG: *Astacus lept. L.*, 18 bis 20° C.

in der Ebene des Versuchstiers lag. Im sichtbaren Bereich hat der verwendete Elektronenblitz ein Spektrum von 300 bis 700 nm mit einem Maximum bei ca. 450 nm. Helladaptierte Krebse reagierten in 65% der abgegebenen Blitzreize bei Tageslicht, während sie im verdunkelten Raum in 80% den Effekt zeigten. Dunkeladaptierte Tiere reagierten im hellen Raum in 30%, im dunklen Raum in 84% auf die Lichtreize (Abb. 8).

b) Farbiges Licht: Bei den folgenden Farbfilterversuchen werden die Filter unmittelbar vor dem Reflektor angebracht.
 Gelbfilter: 576 nm, T max 44%, HBW 10 nm, ZM 18 nm.

Von helladaptierten Krebsen zeigten 29% und von dunkeladaptierten 40% den Hemmerfolg. Die Werte für Gelbfilterversuche im dunklen Raum adaptierter Tiere lagen bei 32%.

Rotfilter: 652 nm, T max 51%, HBW 12 nm, ZW 36 nm.

Helladaptierte Tiere reagierten in 22%, dunkeladaptierte in 38%. Bei gelb- und blauadaptierten Krebsen reagierten 20%.

Blaufilter: 487 nm, T max 25%, HBW 22 nm, ZW 10 nm.

Helladaptierte Tiere zeigten in 10%, dunkeladaptierte in 59% und farbadaptierte in 10% die Hemmreaktion. In dieser Versuchsserie fiel auf, dass helladaptierte Krebse bei Tageslicht,

ebenso aber auch dunkeladaptierte Krebse im verdunkelten Raum prozentual die bei weitem höchsten positiven Reaktionen ergaben (Abb. 9).

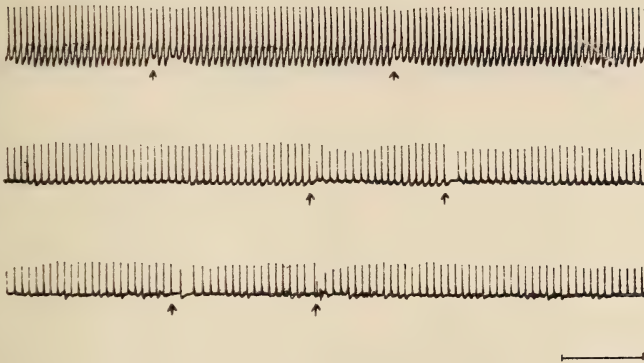


ABB. 9.

Belichtungsreize

obere Kurve: Gelbfilter

mittlere Kurve: Rotfilter

untere Kurve: Blaufilter

Herz in situ, EKG: *Astacus lept. L.*, 18 bis 20° C.

Der Massstab auf den Abbildungen 5, 6, 8 und 9 stellt eine Zeitmarkierung von 10 sec dar.

c) Lichtintensität:

Graufilter: Für die Lichtdurchlässigkeit lagen die Grauwerte bei 1, 1,5 und 2. D. h., das mittlere Graufilter entsprach in seiner Lichtdurchlässigkeit dem verwendeten Gelbfilter, wenn man die Empfindlichkeit des menschlichen Auges der Versuchsanordnung zu Grunde legte. Helladaptierte Tiere zeigten bei Graufilter 1 in 33% positive Reaktionen, bei 1,5 41% und bei 2 27%. Dunkeladaptierte Tiere ergaben bei gleicher Filterreihenfolge in 38%, 20% und 20% den Hemmeffekt.

d) Schwingungsebene des Lichts:

Als Polarisationsfilter wurde eine linear polarisierende Folie mit 38% Durchlässigkeit für unpolarisiertes Licht (HN 38 der Firma E. Käsemann) verwendet. Als Nullebene wurde die Horizontale in Bezug auf das Versuchstier angesehen. Der Neigungs-

winkel wurde jeweils um 45° von 0° bis 180° variiert. Die folgende Tabelle stellt die gefundenen Werte für *Astacus leptodactylus* zusammen. Es ergibt sich, dass die Veränderung des EKG nach Belichtungsreizen mit polarisiertem Licht keinerlei Unterschiede zu den anderen von uns untersuchten Lichtreizen zeigt.

Lichtreiz durch Polarisationsfilter bei *Astacus leptodactylus*.

Neigungswinkel	helladaptiert	dunkeladaptiert
0°	59%	46%
45°	60%	92%
90°	50%	64%
135°	59%	80%

Abschliessend sei noch erwähnt, dass es uns nicht gelungen war, mit UV-Lichtreizen einen Einfluss auf die Herzaktivität (EKG) zu erzielen.

BESPRECHUNG DER VERSUCHSERGEBNISSE

Zunächst sei nochmals festgehalten, dass der Herzschlag bei Crustaceen durch sehr verschiedene interne und externe Milieufaktoren beeinflusst werden kann: Bei Dekapoden sind die allgemeine Aktivität, Bewegungen der Extremitäten, Körpergrösse und Alter, anorganische Ionen, verschiedene Pharmaka, Temperatur und Licht geprüft worden. Bei den Untersuchungen an intakten Krebsen ist die Unterscheidung zwischen einem direkten und einem indirekten Effekt auf den Schrittmachermechanismus des Herzens oft recht schwierig. Einige Faktoren, wie zum Beispiel die allgemeine Aktivität oder auch die Belichtung, können indirekt über die normalen Herzregulatoren wirken. Man weiss schon länger, dass dunkeladaptierte Daphnien bei plötzlicher Belichtung mit einer vorübergehenden Abnahme der Herzfrequenz reagieren (SCHULZ 1928²). Helladaptierte Daphnien antworten auf Beschattung hingegen mit vorübergehender Erhöhung der Frequenz. Unterschiede in der Herzfrequenz zwischen normalen, nichtgereizten Dunkeltieren und Helladaptierten zeigen, dass zusätzlich zu dem vorausgehenden kurzfristigen Effekt, ein überdauernder nicht adapt-

tierter Lichteffect kommt. Lokalisierte Belichtungsversuche und vor allem die Blendungsexperimente bewiesen, dass bei diesen niederen Krebsen weder Komplexaugen noch Naupliusaugen mit der vorübergehenden Lichtreaktion etwas zu tun haben. Bei der Transparenz dieser Tiere muss man daran denken, dass die Herzaktion hier über Bluthormone, welche eigentliche Sinnesreize überlagern, verursacht wird (HARA 1952³). Unsere Experimente an dekapoden Krebsen zeigen aber eindeutig, dass die optische Beeinflussung der Herztätigkeit bzw. des Elektrocardiogramms direkt über das Krebsauge erfolgt. Geblendete Tiere zeigen die Reaktion der Frequenz- und Amplitudenabnahme am EKG nicht mehr. Es ist auch hervorzuheben, dass bei der Reaktivität des Herzens grosse individuelle Unterschiede bestehen und dass auch ein und derselbe Krebs, offenbar in Abhängigkeit von einer gerade bestehenden Reizbarkeit bzw. Erregbarkeit, verschieden reagieren kann. Dies zeigt sich besonders deutlich bei den Reaktionen auf Bewegungssehen. Einzelne *Astacus leptodactylus* reagieren praktisch regelmässig auf solche optischen Reize mit dem Hemmreflex, andere nur auffallend selten. Die Unterschiede, die wir in Farb- und Graufilterexperimenten, sowohl bei hell- wie dunkeladaptierten Krebsen gefunden haben, erlauben — beim gegenwärtigen Stand der Forschung — noch keine Interpretation. Dazu sind unsere Kenntnisse über den Farbensinn dieser Formen noch ungenügend. Wir besitzen noch keine exakten Messwerte, die in Beziehung zu unseren Ergebnissen mit Lichtreizen gebracht werden könnten. Dies aber wäre die Voraussetzung für ein sinnesphysiologisches Verständnis unserer Versuchsergebnisse. Mit Sicherheit können wir vorerst nur feststellen, dass über diverse Lichtreize ein opto-cardialer Hemmreflex auslösbar ist. Derselbe tritt nach dem Reiz sehr rasch auf. Er ist im Mittel bereits 750 msec nach dem Reizbeginn am EKG festzustellen. Der durch einen Lichtreiz hervorgerufene opto-cardiale Reflex dürfte sein Zentrum im Unterschlundganglion haben. Auf der efferenten Seite geht die Erregung über die Retinulazellen zum optischen Ganglion und übers Gehirn ins Unterschlundganglion. Auf der efferenten Seite vom Unterschlundganglion über die hemmenden Fasern, die über die accelerierenden dominierend sind, zum Herzmuskel und führen dort zu den beschriebenen Veränderungen am EKG oder zu vorübergehendem Herzstillstand, der bis zu 15 sec andauern kann.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei dekapoden Krebsen bewirken diverse kurzfristige Lichtreize Veränderungen am EKG: Frequenz- und Amplitudenabnahme sowie auch Herzstillstand. Ein opto-cardialer Herzhemmreflex wird nachgewiesen.

SUMMARY

In Decapoda different brief light stimuli influence the EKG: Diminution of frequency and potential amplitude, even the ceasing of pulsation. An opto-cardio heart reflex is shown.

RÉSUMÉ

Chez les Décapodes, diverses excitations lumineuses de courte durée provoquent des modifications caractéristiques de l'électrocardiogramme: diminution de la fréquence et de l'amplitude, voire même arrêt du cœur. Un réflexe optocardiaque est démontré.

LITERATUR

- MISLIN, H. 1963. *Zur Funktionsanalyse des Hilfsherzens (Vena portae) der weissen Maus (Mus musculus f.alba)*. Rev. suisse Zool. 70: 317-331.
- SCHULZ, F. N. 1928. *Über die Bedeutung des Lichts im Leben niederer Krebse*. Z. vergl. Physiologie 7: 488-552.
- HARA, J. 1952. *On the hormones regulating the frequency of the heart beat in the shrimp, Paratya compressa*. Annot. Zool. Japan. 25: 162-171.

Der deutschen Forschungsgemeinschaft verdanke ich die apparative Unterstützung und meiner Mitarbeiterin Frl.R.Krause die hervorragende technische Assistenz.

Was ist *Grapholita chavanneana* de la Harpe 1858 (*Lep. Tortricidae*)?

von

Willi SAUTER

Entomologisches Institut der ETH, Zürich

mit 1 Textabbildung und 1 Tafel

*Meinem verehrten Lehrer, Herr Prof. Dr. J. Seiler,
zum 80. Geburtstag gewidmet.*

Die zur Diskussion stehende Art wurde von DE LA HARPE im 6. Teil seiner „Faune Suisse, Lépidoptères“ p. 102 nach einem einzigen Männchen beschrieben. Die Herkunft des Typus ist nicht sicher bekannt, DE LA HARPE schreibt: „... provenant, je crois, de Meyringen“ (= Meiringen). Er verglich die neue Art mit „*Grapholita bugnionana* Fisch. v. Rösl.“ (recte *Dichrorampha bugnionana* Dup.) und „*G. gruneriana* Mann“ (recte *D. gruneriana* H.S.).

1863 kommt DE LA HARPE in einem Nachtrag auf *chavanneana* zurück und schreibt (l. c., p. 73): „Cette espèce doit disparaître, elle n'est que la femelle de *bugnionana*, toujours assez différente du mâle. Il conviendrait de la figurer“. Das ist alles; neue Funde werden nicht erwähnt, es fehlt auch jede Erklärung, wieso die ausdrücklich nach einem Männchen beschriebene Art jetzt plötzlich das weibliche Geschlecht der andern Art darstellen soll.

In der Folge ist *chavanneana* sehr unterschiedlich aufgefasst worden, was bei der mangelhaften Beschreibung nicht weiter verwunderlich ist. Da wahrscheinlich keiner der Autoren, die später über sie geschrieben haben, den Typus gesehen hat, sind die ver-

schiedenen Deutungen der Folgezeit nicht überraschend. Die wichtigeren müssen kurz besprochen werden.

STAUDINGER (1871) hat sich anlässlich der Beschreibung von *Dichrorampha harpeana* nov. sp. (= *harpeana* Frey 1870) um den Typus von *chavanneana* bemüht, da er die beiden Arten als nahe verwandt hielt. Er schreibt aber, dass er ihn im Musée Cantonal in Lausanne (wo sich die Sammlung DE LA HARPE's befindet) nicht mehr finden konnte. Immerhin glaubt er, die echte *chavanneana* aus dem Engadin zu besitzen. Er vergleicht seine *harpeana* aber nicht mit dieser Art, sondern mit *bugnionana* und *gruneriana*.

WOCKE 1871 (p. 263) führt *chavanneana* als eigene Art. Als Verbreitungsgebiet erwähnt er Schweiz und Tirol.

FREY 1880 (p. 332) hält sich offenbar an die nachträglichen Angaben von DE LA HARPE und betrachtet *chavanneana* als das Weibchen von *bugnionana*.

REBEL 1901 (p. 128) zieht *chavanneana* mit Fragezeichen zu *D. harpeana* Frey.

KENNEL 1910 (p. 287) stellt *chavanneana* in die Gattung *Hemimene* Hb. und rechnet dazu *rhaeticana* Frey als Synonym. Als Verbreitungsgebiet führt er aber nur die Rhätischen Alpen an. Die Arten *gruneriana* und *bugnionana* gehören nach ihm in die Gattung *Lipoptycha* Ld., die sich von *Hemimene* durch das Fehlen eines Costalumschlages im Vorderflügel des Männchens unterscheidet.

MÜLLER-RUTZ 1914 (p. 411) folgt dem Vorgehen von KENNEL.

Nun setzen allmählich die Genitaluntersuchungen ein, die in einer derart schwierigen Gruppe äusserlich ähnlicher Arten unbedingt notwendig sind. KENNEL hat für seine Tortricidenmonographie (1921) fast alle Arten untersucht. Leider ging er infolge des Krieges seiner Präparate verlustig, sodass er in dieser Arbeit nur über wenige Arten genauere Angaben machen kann. Auf Grund seiner Untersuchungen kommt er (p. 631) nun zum Schluss, dass *Hemimene harpeana* Frey, *H. chavanneana* Lah. und *H. rhaeticana* Frey, obwohl äusserlich nicht immer unterscheidbar, dennoch als verschiedene Arten zu betrachten wären, da die Kopulationsorgane bei allen dreien wesentlich verschieden seien. Genauere Angaben über die Art dieser Unterschiede fehlen.

MÜLLER-RUTZ hat sich dann ebenfalls mit Genitaluntersuchungen in dieser Gruppe befasst. In seinem 4. Nachtrag (1922 p. 232)

übernimmt er die Ansicht KENNEL's und führt *harpeana*, *rhaeticana* und *chavanneana* als eigene Arten auf. Aus seinem Text muss man schliessen, dass MÜLLER-RUTZ keine *rhaeticana* gesehen hat, er zitiert nur den Fund von FREY. Das geht auch aus seinem (nun im Besitz des Entomologischen Institutes der ETH befindlichen) Exemplar des Kennel'schen Werkes hervor: Bei *harpeana* und *chavanneana* hat er handschriftlich vermerkt, dass er Genitalpräparate gemacht hat, bei *rhaeticana* nicht. Die Originalzeichnungen, die MÜLLER-RUTZ nach seinen Präparaten angefertigt hat, liegen mir ebenfalls vor. *H. rhaeticana* fehlt darin.

Leider hat MÜLLER-RUTZ von seinen ausgedehnten Genitaluntersuchungen nur sehr wenig publiziert. Andere Autoren haben das inzwischen für die in Frage stehende Gruppe nachgeholt.

PIERCE und METCALFE (1922) behandelten die englischen Arten. Keine der drei diskutierten Arten ist dort vertreten.

TOLL (1954) hat die polnischen Arten untersucht, auch hier ist keine der drei Arten aufgeführt.

OBRAZTSOV (1953) hat die palaearktischen Arten der Gattungen *Hemimene* und *Lipoptycha* revidiert. Er vereinigt sie unter dem Namen *Dichrorampha* Gn. und verteilt die Arten auf vier Untergattungen. Hier finden wir *chavanneana* in der Untergattung *Lipoptychodes* als Synonym von *bugnionana*. Er folgt also wieder DE LA HARPE 1863. In *D. chavanneana* Kennel vermutet er eine etwas abweichende Form von *D. (Dichrorampha) rhaeticana*, die nach ihm, wenn sie sich tatsächlich als gute Art herausstellen sollte, einen neuen Namen bekommen müsste.

OBRAZTSOV 1958 bringt, was die hier betrachteten Arten betrifft, nichts neues ausser der Korrektur der Untergattungsbezeichnung *Lypoptychodes* Obr. in *Lypoptycha* Ld. HANNEMANN 1961 übernimmt die Darstellung von OBRAZTSOV.

Die de la Harpe'sche Art hat also bisher vier verschiedene Deutungen über sich ergehen lassen müssen (Identität mit *bugnionana*, *rhaeticana*, *harpeana* und *bona spec.*). Nur das Wiederauffinden des Typus konnte diese Frage klären. Nach der Synonymisierung mit *bugnionana* durch DE LA HARPE war zu vermuten, dass der Typus von *chavanneana* in seiner Sammlung unter *bugnionana* zu suchen sei. In der Tat befindet sich unter den 6 Tieren, welche in der Sammlung von DE LA HARPE unter der Etikette „*bugnionana*“ stecken, ein Gemisch aus 3 Arten, was schon äusserlich

unschwer zu erkennen ist. Die echte *bugnionana* ist durch 3 gut kenntliche Männchen vertreten, die Bestimmung wurde durch eine Genitaluntersuchung bestätigt. Vom Rest trägt ein Tier eine Fundortetikette „Engadin“, es kann sich also nicht um den gesuchten Typus handeln. Nach den Genitalien handelt es sich um ein Männchen von *Dichrorampha montanana* Dup. Die beiden letzten Tiere, ein Männchen und ein Weibchen, dürften zur dritten Art gehören, die nun gut mit der Beschreibung von *chavanneana* übereinstimmt. Das Männchen (Taf., fig. 2) muss der gesuchte Holotypus sein, da die Urbeschreibung ausdrücklich „ein Männchen“ erwähnt, was meiner Meinung nach auch durch die spätere Notiz von DE LA HARPE nicht eindeutig widerlegt wird.

Damit ist die Frage wenigstens zum Teil gelöst: *D. chavanneana* ist, entgegen der späteren Feststellung DE LA HARPE's, eine von *bugnionana* verschiedene Art. Sie gehört nicht einmal in die gleiche Untergattung, da beim Männchen ein Costalumschlag am Vorderflügel vorhanden ist. DE LA HARPE schreibt nichts über diesen Costalumschlag. Das ist jedoch verständlich: Er ist bei dieser Art sehr schmal und zudem beim Typus ausgebreitet, sodass ich ihn ebenfalls anfänglich übersehen habe. Bei starker Vergrösserung ist er aber erkennbar, vor allem sind die normalerweise vom Umschlag verdeckten verlängerten Schuppen deutlich zu sehen, die sonst an dieser Flügelstelle nie auftreten.

Es zeigte sich nun allerdings, dass der Typus doch nicht ganz unbeachtet geblieben war: Die Anthrenen hatten sich seiner angenommen. Die Hinterflügel fehlen zum Teil und das Abdomen ist ebenfalls angefressen. Von den Genitalien sind nur die Reste einer Valve (fig. 1) und der ganze Aedeagus (fig. 2) erhalten geblieben. Zum Glück ist dieser bei den *Dichrorampha*-Arten recht charakteristisch, danach lässt sich bereits sagen, dass die Art nicht mit *harpeana* identisch sein kann, was auch durch die Flügelzeichnung bestätigt wird. Dagegen liessen die Genitalreste die Möglichkeit der Identität mit *rhaeticana* Frey zu.

In der Sammlung von Herrn Dr. h. c. P. WEBER, Zürich fanden sich unter dem Namen *chavanneana* (sensu MÜLLER-RUTZ) 3 ♂. die äusserlich mit dem Typus sehr gut übereinstimmen. Zwei dieser Tiere stammen von Zermatt, das dritte aus dem Gamsertal (Wallis). Besonders das am schärfsten gezeichnete Exemplar passt ausgezeichnet zum Typus (Taf., fig. 3). Seine Genitalien (fig. 3—4)

passen so gut zu den Resten des Typus, dass die artliche Identität nicht bezweifelt werden kann.

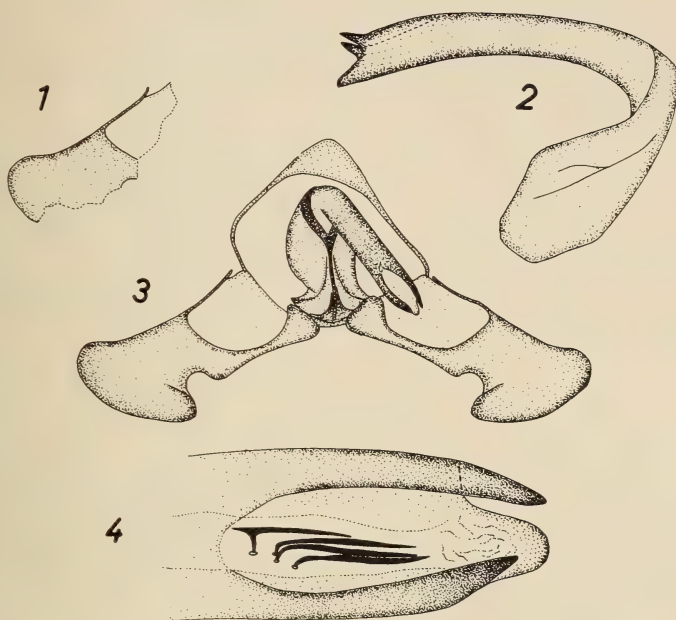


FIG. 1.

Dichrorampha chavanneana de la Harpe, Typus, Valvenrudiment, GP 129. 2 = Aedeagus desselben Tieres; 3 = ♂ Genitalapparat von *D. chavanneana* von Zermatt, GP 3033 (ex coll. P. WEBER); 4 = *Ibid.* Aedeagusspitze stärker vergrössert.

Damit können wir *D. chavanneana* de la Harpe eindeutig charakterisieren. Die nun als ganzes bekannten Genitalien zeigten nun aber eine sehr grosse Ähnlichkeit mit der Genitalabbildung für *rhaeticana* Frey bei OBRAZTSOV (1953). Die Abbildung des Falters bei KENNEL wie die Foto bei HANNEMANN bestärkten den Verdacht, dass die beiden Arten identisch sein könnten. FREY hat *rhaeticana* 1870 nach 2 ♂ von der Bernina-Passhöhe und 1 ♂ aus dem Wallis beschrieben. Seine Sammlung befindet sich im Britischen Museum, von wo ich durch Herrn BRADLEY den Cotypus vom Berninapass zur Untersuchung erhielt. Er passt äusserlich wie im Genitalbau sehr gut zu *chavanneana*, sodass die Lösung des Problems folgendermassen lautet:

Dichrorampha (*Dichrorampha*) *chavanneana* (de la Harpe 1858)
bona spec. (= *D. rhaetica* Frey 1870 **nov. syn.**).

Das Vorhandensein eines Costalumschlages und das Fehlen von Anelluslappen verweisen die Art unzweifelhaft in die Untergattung *Dichrorampha* s. str., wo sie neben *cacuminana* Thomann zu stellen ist, mit der sie äusserlich sowohl wie in den Genitalien grosse Ähnlichkeit aufweist.

Herrn Prof. J. DE BEAUMONT, Lausanne, möchte ich für die Ausleihe der Tiere aus der Sammlung de la Harpe, Herrn J. D. BRADLEY, London, für die Zusendung des Cotypus von *D. rhaetica* und Herrn Dr. h. c. P. WEBER, Zürich, für die Überlassung von Vergleichsmaterial aus seiner reichhaltigen Sammlung bestens danken.

RÉSUMÉ

De l'examen du type retrouvé de *G. chavanneana* de la Harpe et de sa comparaison avec un cotype de *G. rhaetica* Frey, il ressort que la première est une bonne espèce dont la seconde est synonyme. Cette espèce doit être classée dans le genre *Dichrorampha*, sous-genre *Dichrorampha*.

SUMMARY

The examination of the rediscovered type of *G. chavanneana* de la Harpe and the comparison with a cotype of *G. rhaetica* Frey has proved the former to be a good species, and the latter a synonym of it. This species must be placed with *Dichrorampha* subg. *Dichrorampha*.

LITERATUR

- FREY, H. 1870. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Microlepidopteren*. Mitt. Schweiz. Entom. Ges. 3: 244—256.
 — 1880. *Die Lepidopteren der Schweiz*. Leipzig.
 HANNEMANN, H. J. 1961. *Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera I. Die Wickler (s. str.) (Tortricidae)*. Jena.
 HARPE, J. C. DE LA. 1858. *Faune Suisse, Lépidoptères. 6^e Partie: Tortricides*. Nouv. Mém. Soc. helv. Sci. nat. 16, 2: 1-131.
 — 1863. *Premier Supplément aux Tortricides de la faune Suisse*. l. c. 20.

- KENNEL, J. 1907 in A. SPULER 1903-1910: *Die Schmetterlinge Europas*, Bd. 2. Stuttgart.
- 1921. *Die palaearktischen Tortriciden*. Zoologica Heft 54.
- MÜLLER-RUTZ, J. 1914 in K. VORBRÖDT u. J. MÜLLER-RUTZ: *Die Schmetterlinge der Schweiz*, Bd. 2. Bern.
- 1922. *Die Schmetterlinge der Schweiz* (4. Nachtrag). Mitt. Schweiz. Entom. Ges. 13: 217-259.
- OBRAZTSOV, N. S. 1953. *Systematische Aufstellung und Bemerkungen über die palaearktischen Arten der Gattung Dichrorampha Gn. (Lep. Tortricidae)*. Mitt. Münchner Entom. Ges. 43: 10-101.
- 1958. *Die Gattungen der palaearktischen Tortricidae. II. Die Unterfamilie Olethreutinae*. Tijdschr. v. Entom. 101: 229-261.
- PIERCE, F. N. und J. W. METCALFE. 1922. *The Genitalia of the group Tortricidae of the Lepidoptera of the British Islands*. Oundle, Northants.
- REBEL, H. 1901 in STAUDINGER u. REBEL: *Catalog der Lepidopteren des palaearktischen Faunengebietes*, Bd. 2. Berlin.
- TOLL, S. 1954. *Polskie gatunki rodzaju Hemimene Hb. (Lepidoptera Tortricidae)*. Polsk. Pismo Entom. 24: 5-70.
- STAUDINGER, O. 1871. *Beschreibung neuer Lepidopteren des europäischen Faunengebiets*. Berliner Entom. Zschr. 14 (1870): 97 u. f.f.
- WOCKE, M. 1871 in O. STAUDINGER u. M. WOCKE: *Catalog der Lepidopteren des europäischen Faunengebiets*. Dresden.
-

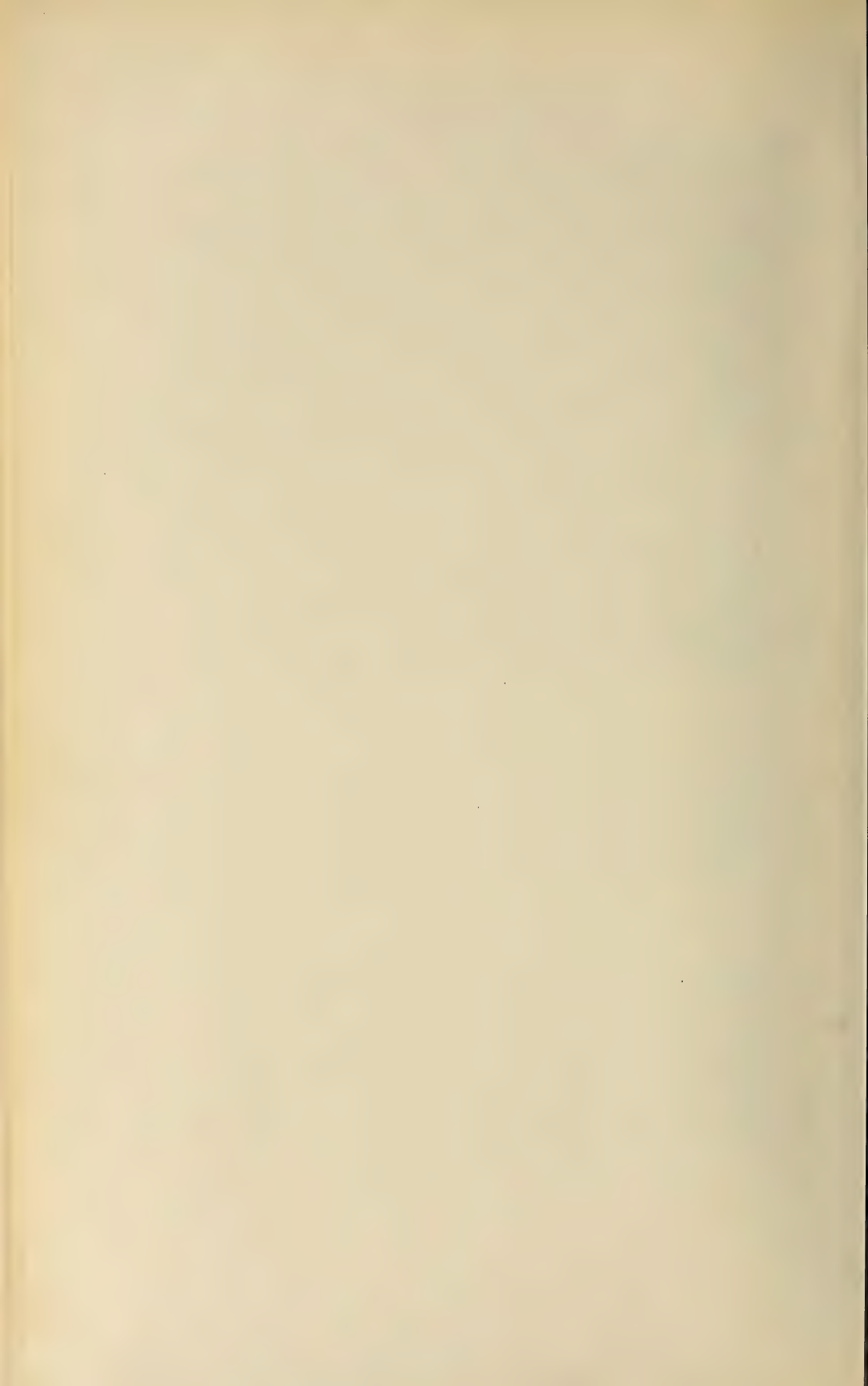




FIG. 1 = *Dichrorampha (Lypoptycha) bugnionana* Dup. ♂ Flüela — Passhöhe, 15.8.36 (Coll. P. WEBER); 2 = *Dichrorampha (s. str.) chavanneana* de la Harpe, ♂ Typus (Coll. DE LA HARPE); 3 = *D. (D.) chavanneana* de la Harpe, ♂ Zermatt, 18.7.24 (Coll. P. WEBER).



Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandschaftsbeziehungen. Kreuzungs- ergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der *Spermestidae*.*

von

Hans STEINER

Zürich-Astano TI

Mit 3 Abbildungen im Text.

Motto: „Das Prinzip des Rückschlags...
ist das wunderbarste von allen
Eigenthümlichkeiten der Vererbung“. Charles DARWIN: *The variation of animals and plants under domestication*. London, 1868;
dtsch. Ausg. Carus, Stuttgart,
1878. II 405.

Mit Atavus, Urahne, und Atavismus, das Wiedererscheinen von Merkmalen des einstigen Vorfahren bei rezenten Lebewesen, ist eine klare Bezeichnung und bestimmte Definition gegeben. Unverkennbar ist die deszendenztheoretische Bedeutung dieser beiden Benennungen. In der Tat tauchen sie gemeinsam mit den Anfängen stammesgeschichtlicher Deutungen auf, so z.B. im Telliamed, DE MAILLET, 1748 (handschriftlich schon 1715), wenn der Schuppen-

* Ausgeführt mit Unterstützung der Julius-Klaus Stiftung für Vererbungsforschung, der George u. Antoine Claraz Schenkung und des Schweizer Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftl. Forschung.

bau der menschlichen Haut als Beweis für seine Herkunft aus dem Meere bezeichnet wird oder die am ganzen Körper behaarten Menschen und gelegentlichen *Homines caudati* mit geschwänzten Affen verglichen werden (vgl. ZIMMERMANN, 1953, 313-315). Atavistisch waren auch GÖTTE's Fragestellung nach dem Zwischenkiefer des Menschen und seine Typus-Vorstellungen vom Urtier und der Urpflanze. Jedoch erst die Dokumentation, welche DARWIN, 1859 und 1868 vorlegte, gab der Erscheinung des Rückschlages als wesentliches Glied seiner Beweiskette zur Deszendenztheorie, ihre entscheidende Bedeutung. DARWIN's klassisches Beispiel der Reversion bildet bekanntlich das Wiedererscheinen des Phänotypus der wilden *Columba livia* als Stammform, Atavus, aller verschiedenartigster Taubenrassen bei ihrer Kreuzung unter einander. Auch die gelegentliche Zebrastreifung bei Pferden und Eseln wird sorgfältig analysiert (vgl. LANG, 1914), wobei besondere Bedeutung der Feststellung zufällt, es sei die Tendenz gestreift zu werden am stärksten bei Bastarden zwischen mehreren unterschiedlichen Arten der Pferdesippe entwickelt. Obwohl DARWIN das Auftreten der Zebrastreifung als einen „fast“ sicheren Fall des Rückschlages zum Stammvater der Equiden deutet, macht er doch mehrmals darauf aufmerksam, dass „da wir jedoch niemals den genauen Charakter der gemeinsamen Stammform einer natürlichen Gruppe kennen“, wir auch nicht feststellen könnten, ob eine vollkommene Reversion eingetreten sei.

Diese Unsicherheit und die seit den Ergebnissen der modernen Vererbungsforschung nahe liegende Deutung der Reversionen als einfache Mendelfälle (Rückkehr zur grosselterlichen Bildung: DARWIN) führten zu einer unverkennbaren Abwertung des Begriffes des Atavismus. Zu viele verschiedenartige Erscheinungen wurden als atavistisch beschrieben (Heteromorphosen, Missbildungen, Mehrfachgestaltungen, Verdoppelungen, Paralellismen, Kreuzungsnova, Konstruktionen, etc.) und unter den verschiedensten Annahmen eingeteilt (PLATE, 1910: Hybrid- und Spontan-Atavismen, Hemmungsbildungen; WEISMANN, 1913: Rückschläge; MATHIAS, 1922: Progonome, dh. Beharrungs- und Original-Atavismen; HAECKER, 1925a: polyvalente Entwicklungsanomalien; LULL, 1947: Familien-, Rassen- und teratologische Atavismen; RENSCH, 1954: phylogenetische Umkehrungen). Schon 1910 schrieb PLATE, l. c. p. 510, dass es kaum einen deszendenztheoretischen Begriff gäbe,

der in so verschiedenem Sinn angewendet, ja mit dem sogar vielfach Missbrauch getrieben werde, als mit dem Atavismus, und JOHANNSEN, 1913, gelangte in seiner kritischen Analyse der Elemente der exakten Erblchkeitslehre mit Bezug auf diesen „vagen“ Begriff zur Folgerung: „Die alten Konzeptionen Latenz, Atavismus, Rückschlag u.a.m. haben gewissermassen ihren Sinn so stark geändert, dass die betreffenden Wörter aus der Veverbungsterminologie wohl allmählich fortfallen müssen“ (l. c. p. 628). Trotzdem finden sich in den meisten Hand- und Lehrbüchern der Evolution und Genetik stets noch Hinweise auf den Atavismus und die Reversionserscheinungen (z.B. PLATE, 1933, GATES, 1946, GOLDSCHMIDT, 1952, 1961; SINNOTT, DUNN, DOBZHANSKY, 1950), allerdings in moderner mendelistischer und entwicklungsphysiologischer Auslegung. Doch, die von PLATE und JOHANNSEN erwähnte Verwirrung bei der Feststellung, was wirklich als Atavismus zu bezeichnen ist und was nicht, hat bisher keine Abklärung gefunden.

Es finden sich bei DARWIN aber bereits Hinweise auf welche Weise als echte Atavismen zu deutende Rückschläge bestimmt werden können. Nach der Abklärung durch JOHANNSEN scheiden offensichtlich alle jene durch Rekombination einfach mendelnder Faktoren bei Kulturrassen (Mäusen, Hühnern, Pflanzen, u.s.f.) in der F_2 gebildeten Homozygoten als Atavismen aus. Hingegen darf beim berühmten Beispiel der Tauben im Hinblick auf die Vielfalt der gekreuzten Rassen und der polygenen Faktoren, welchen sie ihre Entstehung verdanken, das Wiedererscheinen der Felsentaube als echter Atavismus bewertet werden. Es scheiden hinwiederum alle embryogenen Hemmungsbildungen (beim Menschen z.B. Halsfisteln, Schwanzbildungen, Uterus bipartitus, Kloake u.a.m.) aus, da sie in der normalen Ausdifferenzierung gestörte Stadien der individuellen Ontogenese festhalten, welche mit den Merkmalen eines Vorfahren im adulten Zustand kaum identifiziert werden dürfen. Sehr oft wird ferner der gelegentliche Fund eines dreizehigen Pferdes in Lehrbüchern als Atavismus zum tertiären Pferdeahnen angeführt, ohne zu beachten, dass in der Ontogenese jedes Pferdes im Embryo die Anlage von drei Zehen sichtbar wird, von welchen sich aber nur die mittlere voll entwickelt, die seitlichen aber als reduzierte Griffelbeine in ihrer Ausbildung stehen bleiben. Liesse man den Fall solcher dreizehiger Pferde als echten Atavismus gelten, könnten mit gleicher Berechti-

gung sämtliche rudimentäre Bildungen (beim Menschen über hundert!) als Atavismen bezeichnet werden. Es ist auch ohne weiteres ersichtlich, dass teratogene Missbildungen (z.B. Mehrfach- und Spaltungsbildungen wie Polydaktylie) nicht als Atavismen zu erklären sind. Auch kann die Erscheinung des Atavismus nicht nach HAECKER, 1925, als eine sämtlichen Arten einer Organismengruppe immanente phylogenetisch konzipierte Pluripotenz-Fähigkeit verstanden werden.

Zwei bedeutsame Feststellungen gab DARWIN mit Bezug auf das Auftreten einer Reversion bekannt: zunächst, dass ein Rückschlag (Zebrastreifung der Equiden) am deutlichsten bei Kreuzungen von Arten eintritt, sodann, dass es recht schwierig ist, eine Reversion zu erkennen, wenn die Merkmale der Stammform unbekannt sind. Sehr wichtig ist es deshalb, diese ausfindig zu machen. DARWIN verglich zu diesem Zweck mit grösster Sorgfalt in den beiden Fällen der Tauben und Pferde die übereinstimmenden Merkmale der verschiedenen Rassen und Arten miteinander, um aus denselben auf jene des gemeinsamen Vorfahren schliessen zu können. Im Falle der Tauben war dies nicht schwer, weil es sich um einen Vergleich zwischen erst rassenmässigen (subspezifischen) Differenzierungen handelte. Bei den Equiden jedoch, wo gute Spezies zu vergleichen waren, liess sich nur ein angenähertes Bild des Atavus, „ein Tier, gestreift wie ein Zebra“, eruieren. Aus diesen und ähnlichen Fällen wird die eigentliche Bedeutung des Begriffes des Atavismus ersichtlich: es handelt sich um eine phylogenetische Aussage, die ohne die vorherige Feststellung der Eigenschaften der Stammform nicht möglich ist. Der Weg, wie dieses Ziel erreicht werden kann, ist oben angedeutet worden. Nachfolgend möchte ich, auf Grund jahrzehntelang durchgeführter Kreuzungen zwischen verschiedenen Arten der sog. Prachtfinkenfamilie, *Spermestidae sive Estrildidae* zeigen, wie auf diesem Wege tatsächlich Resultate zu erzielen sind, die sich phylogenetisch und systematisch gleich gut auswerten lassen.

Die Prachtfinken bilden innerhalb der grossen Ordnung der Sperlingsvögel, *Passeres*, eine durch Mannigfaltigkeit, charakteristisches Verhalten und eigentümliche Verbreitung über die Tropen Afrikas, Asiens und Australiens ausgezeichnete Familie von ca 123 als gute Arten zu bezeichnende Formen mit zahlreichen geographischen Rassen. Da sie gut in Gefangenschaft zu halten

und zu züchten sind, bildeten sie das bevorzugte Objekt meiner systematischen Untersuchungen, durch vergleichend morphologische, ethologische und genetische Beobachtungen ihre gegen-

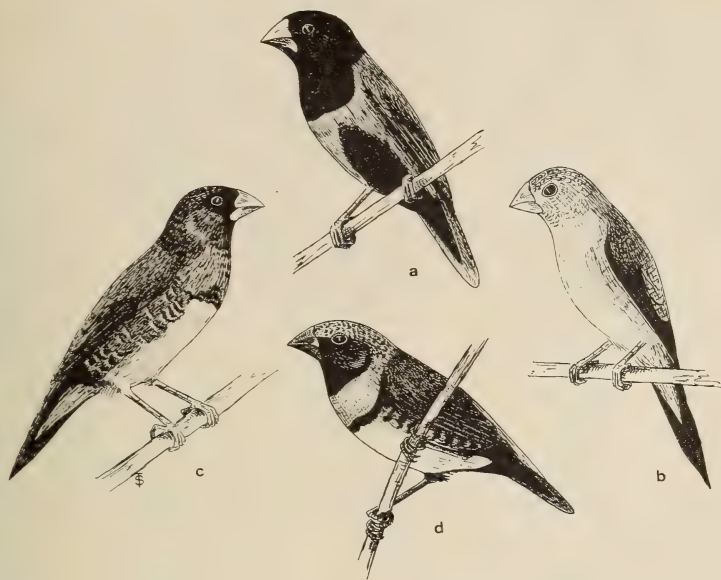


Abb. 1.

Atavistische Merkmalsphänokopie bei einem Artbastard der *Lonchurae*:

a = Schwarzkopffonne, *Munia atricapilla* (Vieill.);

b = Silberfasänchen, *Euodice cantans* (Gmel.);

c = Bastard ♀ *Euodice* × ♂ *Munia*;

d = Schilffink, *Donacola castaneothorax* (Gould).

(Nach STEINER, Arch. Julius Klaus-Stift., 33, 1958).

seitigen Verwandtschaftsbeziehungen aufzudecken, um an einem konkreten Beispiel die evolutive Artenaufsplitterung innerhalb einer engumgrenzten Familie kennen zu lernen. Bei diesen Untersuchungen versuchte ich auch, in Verfolgung der sog. Haldane'schen Regel durch Bastardzüchtungen diesbezügliche Anhaltspunkte zu gewinnen, wobei im Verlaufe der vielen durchgeführten Kreuzungen bei den Hybriden wiederholt Merkmale auftraten, die nicht anders als atavistische Erscheinungen gedeutet werden konnten.

Ein früher bereits beschriebener Fall (STEINER, 1936, 1958) diene zunächst als besonders eindruckliches Beispiel; vgl. Abb. 1.

Bei der Kreuzung der einfärbig ockerbräunlichen *Euodice cantans*, des sog. afrikanischen Silberfasänchens, mit der zweifärbig schwarz/kastanienbraun kontrastierenden *Munia atricapilla*, der hinterindischen Schwarzkopfnonne, trat ein Hybride mit von beiden Elternarten abweichenden Färbungsmerkmalen auf. Eine dunkle Gesichtsmaske und ein weisses Bauchfeld erschienen neben der sepiabraunen Grundfärbung des Vogels. Ein schmales schwärzliches Querband trennt das heller braun gefärbte Brustschild vom weissen Bauch. Besonders bemerkenswert sind die schwarz-weiss quergestreiften Flankenfedern, die für so viele Prachtfinken charakteristisch sind. Mit diesen Merkmalen gleicht dieser Bastard ganz auffällig der *Donacola castaneothorax*, dem australischen Schilffinken, die offensichtlich phänotypisch kopiert wird. Die Vermutung drängt sich auf in diesen Merkmalen die Kennzeichen der Stammform der *Lonchurae* (vgl. STEINER, 1960), zu welchen die Untergruppen *Donacola*, *Munia* und *Euodice* gehören, zu suchen.

In den weiteren, gegen 25 Verbastardierungen, vornehmlich wiederum innerhalb desselben indisch-polynesischen Tribus der *Lonchurae*, auch mit den australischen Gattungen *Taeniopygia*, *Stizoptera*, *Poephila* und der aethiopischen *Spermestes* sowie den zur Tribus *Zonaeginthae* gehörenden Gattungen *Stagonopleura* und *Aidemosyne*, wiesen die Bastarde immer wieder eine dunkle, oft ganz schwarze Gesichtsmaske und die charakteristische Querstreifung im Gefieder auf. Ganz überraschend trat bei der Kreuzung der beiden Arten von *Euodice*, der schwarzbürzeligen *cantans* mit der weissbürzeligen *malabarica* ein neues Färbungsmerkmal auf: der intermediär eingeengt weiss gefärbte Bürzel besitzt eine rosarote Färbung! Die genau gleiche Erscheinung zeigte sich bei der Verpaarung der *E. cantans* mit einem Exemplar der domestizierten Rasse von *Uroloncha striata*, dem sog. japanischen Mövchen, sofern dieses einen weissgescheckten Bürzel besass. Nach diesen Beobachtungen wurden mit den beiden *Euodice* Arten weitere Kreuzungen durchgeführt. Bei der Verpaarung der weissbürzeligen *E. malabarica* mit dem sog. Ceresastrild, *Aidemosyne modesta*, die nur weiss und braungebänderte Oberschwanzdecken besitzt, tauchte, besonders bei den in Überzahl vorhandenen ♂♂, die rote Färbung sogar verstärkt auf. Genau das gleiche Resultat stellte sich ein bei der Kreuzung des australischen Zebrafinken, *Taeniopygia castanotis*, mit der *Aedemosyne modesta*, diesmal also unter Ausschaltung von

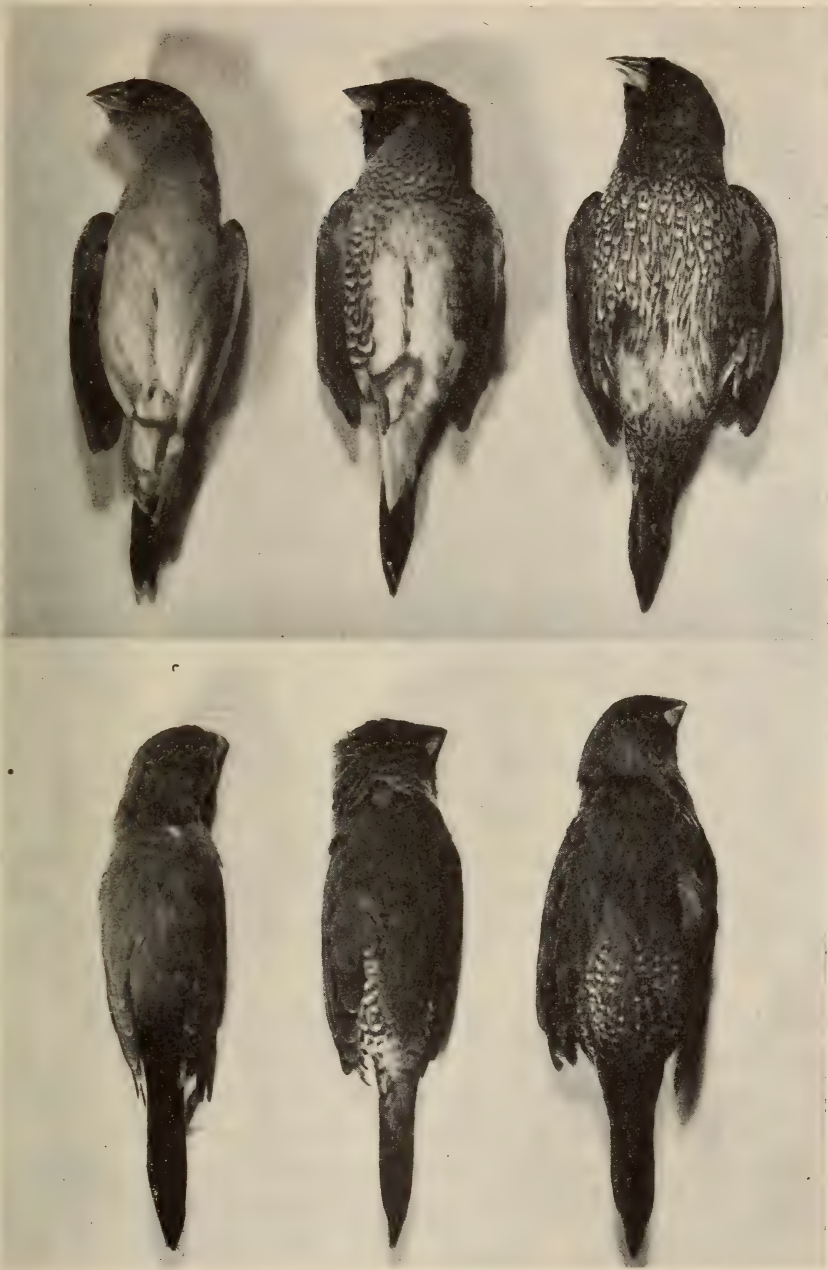


ABB. 2.

Atavistische Merkmalsbildungen beim Artbastard ♂ *Lonchura* × ♀ *Euodice*.

Obere Reihe, Ansichten der Bauchseiten: links *Euodice cantans* (Gmel.),
rechts *Lonchura punctulata* (L.),
mitte Bastard mit schwarzer Gesichtsmaske und ausgeprägter Querstreifung.
Untere Reihe, Ansichten der Rückenseiten: desgleichen, *Euodice* und *Lonchura*
mit schwarzbraunen Schwanzdecken, der Bastard mit scharlachroten Ober-
schwanzdeckfederspitzen und quergetreiftten ebensolchen Bürzelfedern.

Euodice. Geradezu sensationell war jedoch die Überraschung bei den Hybriden zwischen *Euodice cantans* und *Lonchura punctulata*, dem indischen sog. Muskatfinken. Diese besitzen, vorzugsweise wieder im männlichen Geschlecht, leuchtend scharlachrote Oberschwanzdecken! Daneben ist die scharfbegrenzte schwärzliche Gesichtsmaske und stark ausgeprägte Querstreifung der Unterseite auffällig. Es ist, wie wenn man eine ganz neue, bisher unbekannte Art eines Prachtfinken vor sich hätte (Abb. 2 und 3).

Schon viel früher, 1927, anlässlich eines Besuches des Berliner Zoologischen Museums fand ich in der Vogelsammlung den Balg eines Mischlings zwischen Ceresastrild und Zebrafink (laut Zettelangabe gezüchtet von Frl. Stehle, Hamburg 1900), an welchem mir die rosarote Färbung der Schwanzoberdeckfedern ganz unerklärlich war. Später, 1956, konnte im Londoner Britischen naturhistorischen Museum, ein anderer Bastard gefunden werden, der Dank seiner rötlichen Schwanzdecken irrtümlich als ein Mischling zwischen dem australischen Binsenastrild, *Bathilda ruficauda*, und dem Muskatfink etikettiert ist (geschenkt von einem Mr. F. Jurnber). Er entspricht genau den oben beschriebenen Bastarden des Muskatfinken mit einem der Silberfasänchen, *Euodice cantans* oder *malabarica*. Noch ein ebensolcher Mischling (gezüchtet von einer Miss Polizka) befindet sich in einem anderen Balgkästchen des Britischen Museums.

Als Ergebnis dieser Kreuzungen zwischen Arten der *Spermistidae* kann festgestellt werden: Bei der Bastardierung der beiden *Euodice*-Arten, der schwarzbürzeligen *cantans* und der weissbürzeligen *malabarica*, sowohl miteinander als auch mit anderen Spezies, vornehmlich aus dem Formenkreis der *Lonchurae*, tritt als neues Färbungselement eine Rotfärbung von Bürzel und Oberschwanzdecken auf. Die gleiche Rotfärbung besitzen die Hybriden zwischen der *Aidemosyne modesta* und *Euodice malabarica*, aber auch mit *Taeniopygia castanotis*. Keine Rotfärbung trat dagegen bei der Verpaarung der *Euodice* Arten mit *Taeniopygia castanotis* ein. Hingegen ist für alle Hybriden eine mehr oder weniger dunkle Gesichtsmaske und die verstärkte Querbänderung des Gefieders auffällig. Diesen drei Merkmalen: dunkle Kopfbrustmaske, Querstreifung und Rotfärbung der Schwanzdecken scheint somit eine besondere Bedeutung zu zukommen. Durch einen Vergleich über die Häufigkeit des Vorkommens dieser drei Färbungselemente unter Berücksichtigung der aus ihnen hervorgegangenen artlichen Differenzierungen, lässt sich über diese

Bedeutung der drei Merkmale als typische Komponenten des Färbungsmusters der *Spermestiden* folgendes aussagen:



Abb. 3.

Obere Reihe: Flankenfedern links *Lonchura punctulata*, rechts *Euodice cantans*,
mitte Bastard, ausgesprochen quergebändert.

Untere Reihe: Oberschwanzdeck- und Bürzelfedern, desgleichen; beim Bastard,
mitte, sind die verlängerten Federspitzen scharlachrot und die Bürzelfeder
wieder quergebändert.

Bei den als gute Spezies anzunehmenden 123 Prachtfinkenarten ist eine dunkle Kopfmaske bei 48 und, aus dieser hervorgegangene schwärzliche Abzeichen, bei weiteren 36 vorhanden, d.h. in ca 70%. Wenn hierzu die für die Prachtfinken so merkwürdige Verdrängung des schwarzen Pigments in den Federstrahlen durch roten Farbstoff hinzugezählt werden, sind es gar 94% der auf der Kopfbrust gekennzeichneten Formen. Die Querstreifung des Gefieders kann in typischer Ausbildung bei 48 Arten beobachtet werden, wozu die aus der Sperberung hervorgegangenen Punkt- und Tropfenmuster bei weiteren 29 hinzukommen, total also ca 63%. Ganz typische Querstreifung weisen 26 Arten auf, ein Fünftel aller Spezies. Rotfärbung des Bürzels und der

Schwanzdecken findet sich bei 51 und, als äquivalent, eine gelbe bis gelbrote bei weiteren 35, somit wiederum rund 70%. Die als ursprünglichster Phänotypus erkennbare Kombination der drei Merkmale findet sich nur noch in zwei Gattungen, der äthiopischen *Chytospiza* mit drei Arten und der australischen (inklusive Tasmanien) *Zonaeginthus* mit zwei Arten, welche auch durch andere Eigentümlichkeiten als primitivste Prachtfinken zu gelten haben (vgl. STEINER 1960).

Nach diesen Feststellungen dürften die dunkle Kopfbreite, Querstreifung des Gefieders und rote Schwanzdecken eindeutig als im Genotypus sämtlicher Arten der *Spermestidae* verankerte und vom gemeinsamen Vorfahren übernommene Bildungspotenzen typischer Kennzeichen zu erkennen sein. Ihr Wiedererscheinen bei den erwähnten Speziesbastarden stellt somit einen echten Atavismus dar.

Dass Artbastarde oft Merkmale der Elternarten in verstärktem Masse aufweisen, ja sogar scheinbar Kennzeichen, welche diesen nicht zukommen, ist den Züchtern von Wild- und Parkgeflügel eine schon seit langem gut bekannte Erscheinung. GHIGI (vgl. 1900, 1903, 1911) hat in vielen Publikationen die Hybriden aus Kreuzungen zwischen verschiedenartigsten Hühnervögeln, Fasanen, Pfauen, Perl- und Haushühnern beschrieben, und aus ihren Merkmalen gefolgert, die älteste und primitivste Zeichnung der *Galliformes* sei eine Sperberung des Gefieders gewesen, da sie als atavistisches Kennzeichen stets bei den Bastarden auftrete. Zur gleichen Folgerung kam GUYER, 1909, bei Perlhuhn-Haushuhnmischlingen, die eine den Elternarten nicht zukommende ausgeprägte Sperberung aufweisen. Auch er spricht von Atavismus bei dieser Erscheinung. Bekanntlich unterzog auch DARWIN die Augen der Schmuckfedern des Argusfasans einer ähnlichen phylogenetischen Analyse, wobei spätere Untersucher ganz allgemein zur Annahme einer ursprünglichen Querstreifung des Gefieders sämtlicher Hühnervögel gelangten (vgl. HAECKER, 1925 p. 190).

Färbungsatavismen bei Vogel-Artbastarden sind ferner durch KLATT, 1901, bekannt geworden. Stiglitz-Kanarienvogelmischlinge zeichnen sich durch das Auftreten einer deutlichen Federschaftsstrichelung aus, eines Merkmals, welches in der Finkenfamilie weit verbreitet ist und deshalb als Rückschlag zum „idealen Familiencharakter, den ein Vorfahre besessen haben mag“ bewertet wird. Diese Untersuchung erweiterte MARK, 1930, auf eine grössere Anzahl

von Kanarien-Wildvogelbastarden und bestätigte die Beobachtungen KLATT's in vollem Umfang. Am auffälligsten an diesen Finkenmischlingen sei die schwarze Schaftstrichelung des Rückens und eine leuchtend gelbe Färbung des Bürzels, neben anderen Merkmalen, wie Flügelbinden, gelbliche Unterseite und breite Schwanzfedersäume, alles generelle Kennzeichen der Fringilliden. Auch MARK folgert hieraus: „dass wir in unseren Bastarden Rückschläge auf einen früheren Vorfahren vor uns haben“. Mit diesem atavistischen Färbungsmuster weichen jedoch die Fringilliden vollständig von jenem der Ausgangsform der Spermestiden ab, eine Feststellung, die für die heute noch sehr umstrittenen Beziehungen dieser beiden Familien körnerfressender Singvögel und ihre Stellung im System von entscheidender Bedeutung ist (vgl. STALLCUP, TORDOFF, STEINER). Sehr deutlich geht der selbständige Charakter der Prachtfinken, neben vielen anderen Eigenschaften, aus diesen verschiedenartigen Reversionen hervor, sowohl gegenüber den echten Finken, als auch den *Ploceidae*, den Webervögeln, mit welchen sie bis in die Neuzeit immer noch vereinigt werden (cf. AUSTIN, 1961, FISHER and PETERSON, 1964). Ferner kann hieraus geschlossen werden, dass die stammesgeschichtliche Entwicklung der Spermestiden sehr viel früher und in einem grösseren Abstand von den eben erwähnten Familien begonnen hat, als bisher angenommen wurde (vgl. ZISWILER, 1965). Schon die Tatsache allein, dass die Prachtfinken die Querstreifung des Gefieders in gleicher Ausbildung wie die als primitivste *Passeres* geltenden *Clamatores* und *Suboscines* (z.B. *Atrichornis*), aber auch einzelne echte Singvögel (z.B. *Certhiidae*, *Tersinidae*), besitzen, weist auf diese Zusammenhänge hin.

Was schliesslich das entwicklungsphysiologische und genetische Geschehen bei der Entstehung der hier beschriebenen atavistischen Bildungen anbetrifft, sei vor allem festgehalten, dass das eine nicht ohne das andere verstanden werden kann. Die physiologischen Vorgänge bei der Entwicklung des Querstreifenmusters in der Vogelfeder sind durch die Untersuchungen am Whitman Laboratorium für experimentelle Zoologie der Universität Chicago (Lillie und Juhn, vgl. MONTALENTI, 1934) weitgehendst geklärt worden. Es handelt sich um einen rythmischen Prozess der Pigmentablagerung im Federkeim, der von der Wachstumsrate der Feder abhängig ist und genetisch gesteuert wird. Primär manifestiert er sich in allen Vogelfedern. Doch ist es nicht so, als ob die Sperberung

der Feder als nebensächliches Ergebnis der alternierenden Förderung oder Hemmung der Pigmentablagerung zu deuten wäre (RIDDLE, 1908), vielmehr geht ihre grosse oekologische— adaptive Färbungen— und ethologische— Signalzeichen— Bedeutung gerade aus den vielen Umwandlungen, welche die Querlinienmusterung später erfährt (Längsstreifung, Fleckenbildung, Auflösung bis zur Uniformität, u.s.w.), hervor. Zugleich weisen diese späteren Differenzierungen auf den langen Entwicklungsgang hin, den jede Art und jede Formengruppe bis zur Ausbildung ihrer charakteristischen Merkmale durchlaufen hat. Auch die Genetik gibt uns heute eine einfache Erklärung für die einstmals von DARWIN als „wunderbarste von allen Eigentümlichkeiten der Vererbung“ bezeichnete Erscheinung des Rückschlages. Alle polygen bedingten spezifischen Merkmale der Arten einer natürlichen systematischen Gruppe sind durch mutative Alterationen eines ursprünglich ihnen allen zukommenden identischen Genmusters entstanden. Bei der Kreuzung zweier unterschiedlicher Spezies können nicht alterierte Komponenten früherer Allelenpaare wieder zusammenfinden und das alte Genmuster herstellen, womit im Kreuzungshybriden auch wieder die Eigenschaften des gemeinsamen Vorfahren, des *Atavus*, erscheinen müssen (vgl. SINNOTT, DUNN and DOBSHANSKY, 1950).

Diese genetische Erklärung der Wiederentwicklung früherer Merkmale veranlassten im besonderen Fall der Rotfärbung bei den *Euodice*- und *Aidemosyne*-Arthybriden eine genaue Nachprüfung der Färbung der Ausgangsarten. Am reichhaltigen Material der Vogelsammlungen in den naturhistorischen Museen von New York, London, Berlin u.a.m. liess sich einwandfrei bei der *Euodice cantans* auf dem tiefdunkelschwarzen Bürzel und den Oberschwanzdecken, sowie an den Rändern der ebenso schwarzgefärbten Schwanzfedern ein rötlicher Schimmer beobachten. Am deutlichsten ist diese rötliche Färbung bei der südarabischen Rasse *orientalis* des Silberfasänchens zu sehen, nicht aber mehr bei den westlichsten Senegalvögeln der Nominatform *cantans*. Bei *Euodice malabarica* kann dagegen keine Spur einer Rotfärbung auf dem weissen Bürzel und den Oberschwanzdecken festgestellt werden, wohl aber sind die Schwanzfederränder wieder rötlich gefärbt. Es scheint somit, dass in beiden Arten die Fähigkeit zur Bildung von rotem Pigment in den Schwanzpartien vorhanden ist, aber bei *E. cantans* das schwarze Pigment das rote epistatisch fast ganz, und bei *E. malabarica* die spezifische Weissstruktur der Bürzelfedern dieses vollständig unterdrückt hat. Auf der anderen Elternseite der genannten Bastarde konnte festgestellt werden, dass sich innerhalb des Tribus der Lonchuren die Arten der Untergattungen

Lonchura s. str., *Munia* und *Donacola* durch eine auffällige seiden-glänzende Struktur ihrer Bürzel- und Schwanzdeckenfedern auszeichnen. Diese Struktur kommt durch eine starke Verlängerung der Federspitzen der Rami zustande, wobei die Radii sich reduzieren, die Rindenschicht der Federäste mächtig verdickt und gleichzeitig alles schwarze Pigment in die Markscheit verlagert wird. In der durchsichtigen Rinde erscheint ein diffus verteiltes gelbes Lipochrom, dessen Farbe sehr variiert, aber auch recht intensiv rötlich wirken kann. Bei vielen Arten der *Lonchura* erscheint deshalb oft eine glänzend gelbe bis rotorangene Färbung des Bürzels und der Schwanzdecken. In verschiedenem Masse besitzen sie alle offensichtlich ebenfalls die Fähigkeit zur Rot- oder Gelbfärbung. Die namentlich bei den *E. cantans* \times *L. punctulata*-Bastarden so auffällige scharlachrote Bürzelfärbung dürfte somit als eine reaktivierte, z.T. verstärkte Realisation einer bei beiden Elternarten noch vorhandenen, vom gemeinsamen Vorfahren übernommenen Fähigkeit zur Bildung roten Pigments in den betreffenden Federbezirken bezeichnet werden. Ähnlich dürften die Verhältnisse bei der Rotfärbung der Hybriden liegen, an welchen die *Aidemosyne modesta* und auch *Taeniopygia castanotis* beteiligt sind, da beide ihre Rotfärbungspotenz, erstere durch die purpurne Stirnplatte, letztere durch die rote Schnabelfarbe dokumentieren, wenn sie auch keine Rotfärbung der Schwanzdecken besitzen. Dass diese Rekonstruktion der die Rotfärbung bedingenden Genenzusammensetzung jedoch nicht bei jeder Kreuzungskombination eintritt, zeigt die Paarung von *Euodice* mit *Taeniopygia*, bei welcher die Hybriden keine Rotfärbung aufweisen. Es muss somit, je nach dem Kreuzungspartner eine verschiedene Reversionsmöglichkeit ursprünglicher Merkmale, vielleicht unter der Einwirkung von Modifikatoren oder nicht ausmündender Hemmungsfaktoren, angenommen werden, die jedoch als Indikator über die Verwandtschaftsverhältnisse der beiden Kreuzungsspezies besonderen Aufschluss geben kann.

Zusammenfassend kann festgestellt werden: Die Bezeichnung einer Bildung als Atavismus ist bei der phylogenetisch immanenten Bedeutung, welche diesem Begriff zukommt, nur zulässig, wenn diese der Forderung einer entwicklungsphysiologisch und genetisch erklärlichen Rekapitulation eines früheren Zustandes beim unmittelbaren Vorfahren entspricht. Diesen Zustand zu ermitteln, stellt eine zweite Forderung dar, die zu erfüllen ist. Ein Mittel hierzu liefert die Kreuzung von Arten untereinander. Solche Bastardierungen lassen sich jedoch Erfolg versprechend nur innerhalb engerer Verwandtschaftsgruppen durchführen. Echte Atavismen stellen immer nur Rekapitulationen der Differenzierungen in den stammesgeschichtlich zuletzt aufgetretenen Stufen dar, welche die Arten- und Gattungsmässigen Merkmalsbildungen eingeleitet

haben. Noch ältere Zustände werden als Atavismen kaum realisiert und treten als Rudimente oder Missbildungen auf. Für die Beurteilung der gegenseitigen Verwandtschaftsbeziehungen systematischer niederer Kategorien bis zur Familie und damit für ihre richtige systematische Klassifizierung bilden die bei den Hybriden von Rassen und Arten auftretenden Rückschläge ein ausgezeichnetes Mittel.

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der Kreuzung verschiedener Arten der *Spermestidae* miteinander treten oft charakteristische Merkmale auf, eine dunkle Kopfmaste, Querbänderung des Gefieders, rote Farbe der Oberschwanzdecken, welche die Elternarten nicht in gleicher Weise oder überhaupt nicht aufweisen. Ein Vergleich sämtlicher Arten dieser Vogelfamilie zeigt, dass es sich um Kennzeichen handelt, die bei der Mehrzahl derselben weiterentwickelt wurden und als typisches Familienmuster erblich fixiert ist. Ihr Wiedererscheinen bei den Hybriden stellt deswegen einen einwandfreien Fall von Atavismus dar. Der Phänotypus dieses Atavismus ist vollständig verschieden von jenem, der bei Artenkreuzungen der *Fringillidae* oder *Carduelidae* auftritt. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen Familien können sicher keine sehr nahen sein.

Eine allgemeine Diskussion über die Bedeutung atavistischer Erscheinungen zeigt, dass die bei der Kreuzung von Arten auftretenden Rückschläge ein ausgezeichnetes Mittel zur Bestimmung gegenseitiger verwandtschaftlicher Beziehungen innerhalb engerer systematischer Kategorien darstellen. Bei der Rekapitulation von Bildungen höherer Kategorien, von der Familie an, handelt es sich jedoch entweder um embryonale Rudimente oder um Missbildungen, welche nicht mehr als Atavismen bezeichnet werden dürfen.

SUMMARY

When different species of *Spermestidae* are crossed there often emerge characteristic marks, such as a dark mask on the head, a barring of the feathering, red colour on the upper tail-coverts, in short, characteristics the parents do not show in the same

way or do not have at all. A comparison of all the different species of this family proves that these characteristics have been developed by most of them, thus fixing a typical hereditary family pattern. Therefore, their recovery in the hybrids is a clear case of atavism. The phenotype of this atavism is entirely different from the atavism which appears when species of the supposedly related family *Fringillidae* or *Carduelidae* are crossed. The relationship between these families can therefore not be a close one.

Discussing the meaning of atavism in general we find that the reversions which appear when different species are crossed constitute excellent means to determine the relationship within smaller systematical categories. Nowever, the recapitulation of characteristics of higher systematical categories, i.e. onwards from the family, must be classified either as embryonic rudiments or as malformations; they can no longer be regarded as atavisms.

RÉSUMÉ

A la suite de croisements interspécifiques de *Spermestidae*, apparaissent souvent des caractères typiques particuliers — masque foncé sur la tête, raies transversales du plumage, couleur rouge des suscaudales — qui se manifestent de façon différente ou sont absents chez les parents. Une comparaison de toutes les espèces de cette famille montre qu'il s'agit dans la plupart des cas de caractères évolués et ainsi fixés en un type familial héréditaire. C'est pourquoi leur réapparition chez les hybrides se présente comme un cas d'atavisme incontestable. Le phénotype de cet atavisme est complètement différent de celui qui apparaît dans les croisements entre *Fringillidae* ou *Carduelidae*. Le degré de parenté entre ces familles n'est certainement pas très étroit.

Une discussion générale sur la signification des manifestations ataviques montre que les réversions qui se produisent à la suite des croisements interspécifiques sont un excellent moyen de déterminer le degré de parenté au sein de catégories systématiques étroites. Lorsque réapparaissent des caractères typiques de catégories plus élevées, comme la famille, il s'agit alors de rudiments embryonnaires ou de monstruosités qui ne peuvent plus être considérés comme des atavismes.

LITERATUR

- AUSTIN, O.L. 1961. *Birds of the World*. Golden Press, New York.
- DARWIN, Ch. 1859. *The origin of species*. London, dtsh. Ausg. Carus, 1876 Stuttgart.
- 1868. *The variation of animals and plants under domestication*. Ibidem, 1878.
- FISHER, J. and PETERSON, R.T. 1964. *The World of Birds. A comprehensive guide to general Ornithology*. Macdonald, London.
- GATES, R.R. 1946. *Human Genetics I*. MacMillan, New York.
- GHIGI, A. 1900. *Di un ibrido fra Numida e Pavone*. Monit. Zool. Ital. 11, Suppl. 16-17.
- 1903. *Contribuzioni alla biologia ed alla sistematica dei Phasianidae*. Arch. Zool. 1, 189-333.
- 1911. *Ricerche sistematiche e sperimentali sulle Numidinae*. Mem. R. Accademia Sc. Ist. Bologna Ser. 6, 7, 3-37.
- GOLDSCHMIDT, R. 1952. *Understanding Heredity. An introduction to Genetics*. New York and London.
- 1961. *Theoretische Genetik*. Akademie Verlag, Berlin.
- GUYER, M. F. 1909. *Atavism in Guinea-Chicken Hybrids*. J. exp. Zool. 7, 723-745.
- HAECKER, V. 1925. *Aufgaben und Ergebnisse der Phäno-genetik*. Bibliogr. Genetica I, s'Gravenhage.
- 1925a. *Pluripotenzerscheinungen*. Gustav Fischer, Jena.
- HARRISON, C. 1963. *The incidence and origin of spotted pattern in the Estrildidae*. Ibis, 105, 145-155.
- JOHANNSEN, W. 1913. *Elemente der exakten Erblchkeitslehre*. Gustav Fischer, Jena.
- KLATT, G. T. 1901. *Über den Bastard von Stieglitz und Kanarienvogel*. Arch. Entwickl. Mech. 12, 414-453, 471-523.
- LANG, A. 1914. *Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900; Säugetiere*. Gustav Fischer, Jena.
- LULL, R. 1947. *Organic Evolution*. New York.
- MAILLET DE, B. 1748. *Telliamed*. Amsterdam: handschriftlich 1715.
- MARK, R. 1930. *Untersuchungen an Bastarden zwischen Kanarien und Wildfinken*. Z. wiss. Zool. 137, 476-549.
- MATHIAS, E. 1922. *Zur Lehre der Progonoblasten*. Virchow Arch. 236, 429, 437, 444.
- MONTALENTI, G. 1934. *A physiological analysis of the barred pattern in Plymouth Rock feathers*. J. exp. Zool. 69, 269-345.
- PLATE, L. 1910. *Vererbungslehre und Deszendenztheorie*. Festschr. R. Hertwig, II.
- 1933. *Vererbungslehre mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen*. II, § 67, Atavismen. Gustav Fischer, Jena.

- RENSCH, B. 1954. *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Enke, Stuttgart.
- RIDDLE, O. 1908. *The genesis of fault-bars in feathers and the cause of alternation of light and dark fundamental bars*. Biol. Bull. 14, 328-370.
- SINNOTT, DUNN and DOBZHANSKI. 1950. *Principles of Genetics*. Mc Grow-Hill, New York-Toronto-London.
- STALLCUP, W. 1954. *Myology and Serology in the Avian Family Fringillidae, a taxonomic study*. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 8, 157-241.
- STEINER, H. 1936. *Verbungsstudien an Vogelbastarden II. Färbungsatavismen bei Speziesbastarden der Ploceidae*. Verh. schweiz. naturf. Ges., Solothurn, 332-334.
- 1955. *Das Brutverhalten der Prachtfinken, Spermetidae, als Ausdruck ihres selbständigen Familiencharakters*. Acta XI Congr. Intern. Ornithol. Basel, 350-355.
- 1958. *Artspezifische Merkmalsphänokopien bei australischen Prachtfinken, Spermetidae, insbesondere beim Zebrafinken, Taeniopygia castanotis Gould*. Arch. Jul. Klaus-Stift. 33, 62-70.
- 1959. *Kreuzungsversuche zur Vererbung artspezifischer Merkmale: Die Rachenzeichnungen der Nestlinge der Prachtfinken, Spermetidae*. Ibidem 34, 220-228.
- 1960. *Klassifikation der Prachtfinken, Spermetidae, auf Grund der Rachenzeichnungen ihrer Nestlinge*. J. Ornithol. 101, 92-112.
- TORDOFF, H. A. 1954. *A systematic Study of the Avian Family Fringillidae, based on the Structure of the Skull*. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan 81, 1-42.
- WEISMANN, A. 1913. *Vorträge über Deszendenztheorie*. 3. Aufl. Gustav Fischer, Jena.
- ZIMMERMANN, W. 1953. *Evolution. Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse*. Orbis academicus, K. Alber, Freiburg-München.
- ZISWILER, V. 1965. *Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des höرنernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines*. J. Ornithol. 106, 1-48.
-



Pigmentation Mosaicism in Intersexes of *Drosophila*

by

Curt STERN

Departments of Zoology and Genetics, University of California,
Berkeley, California, U.S.A.

with 5 figures

The term "intersexuality" was introduced by GOLDSCHMIDT (1915) in order to designate a type of organism morphologically intermediate between a normal female and a normal male, and different from a gynander (=gynandromorph). Individuals of this latter type are mosaics consisting of mixtures of pure male and pure female tissues. They are composites of different genotypes, e.g. XX and XO in *Drosophila*. Intersexes, on the other hand, are genetically uniform individuals and their intermediate sexual appearance is the result of abnormal environmental conditions (e.g. in *Chironomidae*, WÜLKER, 1962) or of a mutant genotype which interferes with normal sex development.

GOLDSCHMIDT observed that in the gypsy moth *Lymantria dispar* intersexuality is not expressed in intermediate sex development of the whole individual but that intersexes exhibit a mosaic of male, female and intermediate phenotypes. In order to account for this mosaicism whose type and degree is greatly variable in different intersexual genotypes GOLDSCHMIDT proposed the "time law of intersexuality". This law stated that an intersex is an individual which as a whole begins development in the manner of one sex until, at a turning point, it continues in the manner of the opposite sex. Structures laid down before the turning point will appear in a form

typical for the initial sex while those laid down after the turning point will appear as in the final sex. Sex intermediate structures originate in two ways, (1) when one and the same organ developed over a period which included the turning point and (2) when the onset of the turning point varied within an organ so that some cells developed according to one sex and other cells according to the opposite sex.

SEILER (1949, 1958, 1965) has brought forward convincing evidence that intersexuality in the moth *Solenobia* is not based on a time law of sex differentiation which controls the development of the individual as a whole. There are no organs or cells which develop in an intermediate fashion. Rather, development has only two alternatives of expression in sexually dimorphic cells, pure male or pure female. Consequently, a *Solenobia* intersex is an irregular mosaic of strictly male and female structures. Thus, these intersexes are morphologically different from typical gynanders only in that they are usually composed of a much finer mosaic of male and female parts. Genetically, the *Solenobia* intersexes as well as those of *Lymantria* are regarded as uniform, in contrast to true gynanders.

The *Lymantria* intersexes are diploid. In *Solenobia* both diploid and triploid intersexes were studied. Phenotypically, the diploid *Solenobia* intersexes "agree in every respect with the triploids" (SEILER, 1965). In *Drosophila* too, diploid and triploid intersexes are known. In contrast to *Solenobia*, some of the diploid *Drosophila* intersexes are not irregularly mosaic. Their intersexual status consists either in always having certain whole parts characteristic of females and other whole parts characteristic of males or in having regularly some specific structures with intermediate and other specific structures with typical sex differentiation. Thus, the first discovered intersexes in *Drosophila* (*D. simulans*, STURTEVANT, 1920) due to an autosomal recessive, are modified females which possess various normal female structures such as an ovipositor and spermathecae but which also have male structures such as lateral anal plates and claspers. Other diploid intersexes, as for instance the doublesex homozygotes in *D. melanogaster* (*dsx*, autosomal recessive), also have both male and female parts such as simultaneously male and female systems of genital ducts, but, in addition, sexually intermediate structures (HILDRETH, 1965).

The basitarsus of the foreleg of *dsx/dsx* flies, whether XX or XY, is neither typically male nor female in terms of presence or absence of a sex comb, but the arrangement of the distal transverse rows of chaetae is intermediate between those in normal females and normal males. Moreover, the form of the chaetae is intermediate between typical bristles and sex comb teeth. In contrast to these intersexes in *D. melanogaster*, diploid intersexes in *D. subobscura* (*ix*, autosomal recessive) are highly variable. According to HOLLINGSWORTH (1964) the sex comb chaetae at one extreme are very similar to the comb teeth of males and at the other indistinguishable from normal bristles.

The triploid intersexes of *D. melanogaster* were discovered by BRIDGES (1921). They are of the constitution 2X3A, with or without an additional Y-chromosome. Studies of the morphology of their sex apparatus by DOBZHANSKY and BRIDGES (1928) and DOBZHANSKY (1930) recognized that many of the intersexes are not intergrades in the proper sense of the word, but mixtures in various proportions of nearly typical male and female structures. The interpretation of DOBZHANSKY and BRIDGES' observations was in terms of GOLDSCHMIDT's time law, although somewhat later BRIDGES (1932) pointed out that "the idea of a single turning moment for the individual as a whole must be looked upon as an idealization and not as a fact". Equally, KERKIS (1934), while still accepting the validity of the concept of a sexual turning point in intersexual development, emphasized the great variability in the sexually mosaic composition from one individual to another. He concluded that there is not a single turning point in the development of an intersex, but that the turning points of different organs may occur "far from simultaneously". Furthermore, KERKIS pointed out that "the existence of intersexes having a mosaic structure of the sex glands [shows that] the turning point may occur at different times not only for different organs... but also for different parts of the same organ". These early findings may well be reinterpreted in terms of SEILER's discoveries in *Solenobia* of alternative sexual determination of individual cells and their descendants. Whether this determination of both female and male types is preceded by a sexually neutral period, or whether the final determination of one of the sexual types constitutes a sex reversal as implied in the concept of a turning point is unknown (STERN, 1965).

On the occasion of JAKOB SEILER's 70th birthday we dedicated to him a study of the sex combs in males and triploid intersexes of *Drosophila* (HANNAH-ALAVA and STERN, 1957). The sex combs in intersexes fit SEILER's findings of alternative differentiation in so far as the morphology of their individual teeth is concerned. The sex comb region possesses both typical bristles as in females and typical teeth as in males. However, in so far as the comb of intersexes is considered as a whole, it consists of a continuous row of teeth uninterrupted by gaps of female-like differentiation as they are seen in appropriate gynanders. The details of this situation are at present under renewed investigation. Some findings concerning another character of triploid intersexes of *Drosophila*¹, the coloration of their abdominal tergites, are an appropriate subject for the present study which is dedicated to JAKOB SEILER on his 80th birthday.

THE PATTERN OF PIGMENTATION OF ABDOMINAL TERGITES

The morphology and homologies of the abdominal segments in the two sexes are complex. Purely descriptively there are five large tergites in both females and males. The first of these tergites is regarded as homologous to two segments and will be referred to as "1-2". The next three tergites are equivalent to single structures and will be called "3" and "4" and "5". In the female the last of the large tergites is equivalent to a single structure, "6", in the male to two fused tergites "6-7". In the female each of the tergites consists of an anterior area of light colored chitin ("unpigmented") and a posterior heavily pigmented, black area. Thus a dorsal view of the female abdomen shows five black bands separated by unpigmented bands (Fig. 1, ♀). In the male only the tergites 1-2, 3 and 4 are banded, while tergites 5 and 6-7 are black over the whole dorsal surface (Fig. 1, ♂).

The 2X3A intersexes vary greatly in their appearance from nearly normal male to nearly normal female type. This variability is under control of both genetic and environmental factors (DOB-

¹ Unless otherwise noted, the designation "*Drosophila*" refers to the species *D. melanogaster*.

ZHANSKY, 1930). Apart from brief statements by BRIDGES (1932, 1939), there is only one reference in the literature to the coloration of the abdominal tergites in intersexes. After describing the

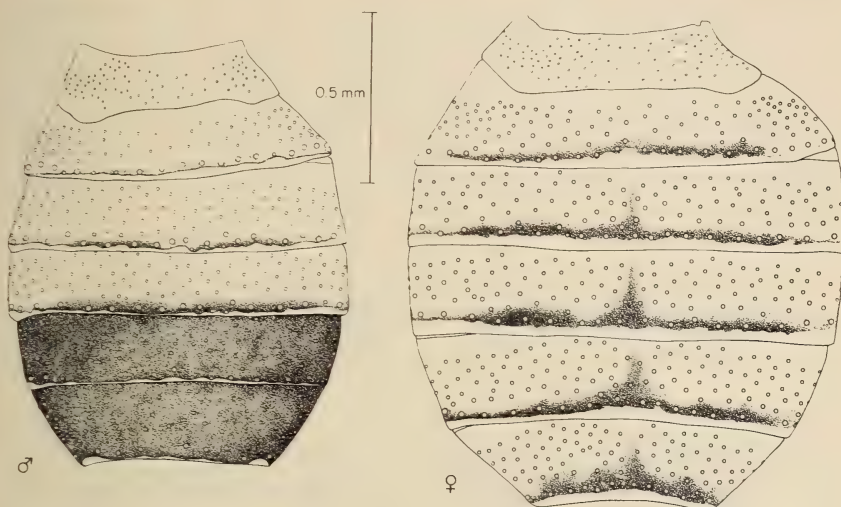


FIG. 1.

Dorsal view of the abdomina of a normal male and a normal female.
Circles indicate the location of chaetae.

typically male and typically female coloration of the two extreme classes of intersexes, DOBZHANSKY and BRIDGES (1928) speak of the intermediate classes as follows: "The black color, characteristic of the tip of the abdomen of the male, becomes flecked with light etching, and gradually breaks up into the banding characteristic of the female" (p. 431).

While working with a triploid stock of *Drosophila*, I noticed a number of intersexes with strikingly mosaic abdominal pigmentation. In order to elucidate this phenomenon, approximately 300 further intersexes of different genotypes were raised. Their abdomina were macerated in hot KOH solution, the remaining chitinized parts mounted on permanent slides and studied under a compound microscope. In addition to this "main group" of intersexes additional ones were inspected as live specimens under a dissecting microscope at a magnification of 50X. This "supplementary group" will be discussed separately.

The intersexes of the main group were wild type in regard to pigmentation genes except 40 which were yellow-2(y^2). This genotype leads to a yellowish-brownish instead of black pigmentation of the chitinous body covering, but leaves the bristles black. Among the total, 33 abdomina could not be classified in respect to their sexual pigmentation since most of them were generally pale, particularly those in the yellow-2 group. Among the remaining abdomina the great majority, 188, were typically male-type in pigmentation, and a very few, 6, female-type. This leaves 69 abdomina or somewhat more than one quarter of all analyzable

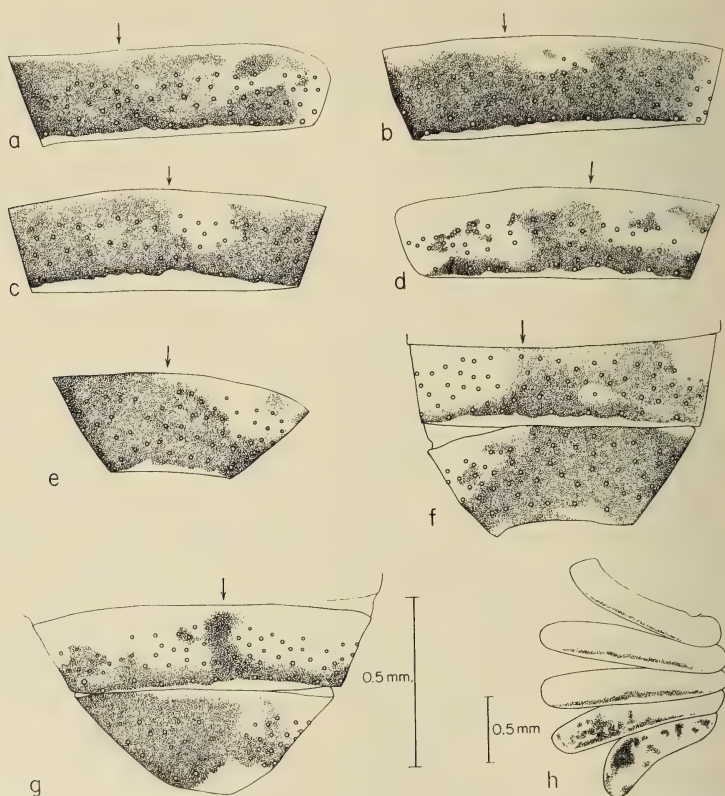


FIG. 2.

Mosaicically pigmented tergites of 2X3A intersexes. *a-d*, tergite 5; *e*, tergite 6 (or 6-7); *f, g*, tergites 5 and 6 (or 6-7); *h*, tergites 1-2 to 6 (or 6-7), spread out. The vertical arrows indicate the midline of the specimens.

specimens which showed various degrees of mosaicism in respect to sexual pigmentation (Figs. 2-4).

Among these mosaics some fitted the earlier quoted description of the terminal tergites being male-type but flecked with light etching (e.g. Fig. 2a). Among these were clear-cut mosaics of full male and female pigmentation areas, but a few had light areas somewhat intermediate in density of pigmentation between the blackness of male and the absence of black pigment on the relevant regions of female specimens. The finding of such intermediate degrees of pigmentation is compatible with intrinsically complete mosaicism of male and female pigmentation if one assumes that the intermediate areas contain fine mixtures of male and female cells. This assumption is supported by the fact that genetically marked abdominal mosaics derived from somatic crossing over often are broken up into several small spots. In general, however, the intersexes showed a rather sharp mosaicism. The light areas were either single or multiple and their sizes and positions varied from one abdomen to another. Each light area was restricted to one side of the midline of the tergite, in conformity with the presumed derivation of each tergite from two lateral imaginal cell groups, one on each side of the midline. In some abdomina only one half of a single tergite was mosaic, (e.g. Fig. 2c), in others both halves (e.g. Fig. 2d), and in still others one or both halves of two tergites (e.g. Fig. 2f and g). Cases of mosaic abdomina included tergites one half of which were fully male type and the other half fully female (Fig. 3b). Such specimens were phenotypically like those of gynanders. Even more striking was this similarity in a few abdomina in which several adjacent tergites were all of one sexual coloration on one side and wholly or prevalently of the other sexual coloration on the opposite side (Fig. 3 a-c, Fig. 4). This bilateral mosaicism was obvious for tergites 5 and 6 and 6-7. It could also be recognized for the anterior tergites when it was realized that the darkly pigmented band on the anterior tergites of females is wider than on males. As far as I know, this distinguishing feature of the two sexes has not been pointed out explicitly before. It has, however, been clearly pictured in many of Miss Edith WALLACE's illustrations of gynandromorphs in MORGAN and BRIDGES' fundamental monograph (1919) as well as in Fig. 49 of MORGAN, BRIDGES and STURTEVANT (1925). One of the drawings

of a gynandric abdomen from MORGAN and BRIDGES is reproduced in Fig. 3d in order to show its essentially identical appearance with some of the mosaic intersexes.

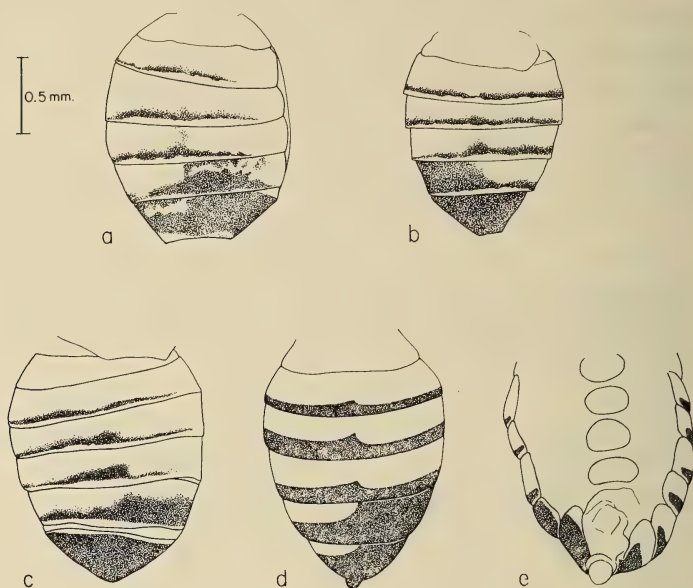


FIG. 3.

a-c, dorsal views of mosaically pigmented abdomina of 2X3A intersexes *a*, tergites 4 and 5, left, female-type, tergite 6 right, male type, other tergites mosaic. *b*, tergites 4, 5, left, and whole 6 (or 6-7) male-type, tergites 4 and 5, right, female-type. Sexual pigmentation of tergites 1-2 and 3 probably female-type. *c*, apart from male-type terminal tergite, left halves of tergites female-type, right halves male-type. *d*, abdomen of a 2X-1X gynander, redrawn from Morgan and Bridges (1919, Fig. 53). *e*, ventral view of a 2X3A intersex, redrawn from Bridges (1922, Fig 4). left, male-type coloration; right, female-type coloration.

The *Drosophila* literature contains only two original figures of dorsal views of triploid intersexual individuals, one of a male- and one of a female-type individual (BRIDGES, 1922). Neither of them is mosaic in regard to coloration of the tergites. In addition, BRIDGES published an illustration of an intersexual abdomen as seen from the ventral side. It is reproduced in Fig. 3e. Here the lateral parts of the last main tergites are male in coloration on the left and female on the right side. There is no discussion of this mosaic

abdomen in the original text. BRIDGES (1932, 1939), however, was clearly aware of the mosaicism in sexual coloration of many of his intersexes even though he did not provide detailed descriptions.



FIG. 4.

Photomicrograph of abdomen of same 2X3A intersex as drawn in Fig. 3a.

THE GENOTYPE OF MOSAIC AREAS

It is generally assumed that the formal genetic constitution of male-type and female-type areas in intersexes is identical, in particular that they are not chromosomally different as in gynanders. This assumption regards the sexual mosaicism as caused by processes similar to developmental differentiation in which the genic content

of different tissues is considered to be alike, although the differentiating activity of various genes may have been different.

The validity of this view for the alternative sexual developments in intersexes has never been tested directly. A genetic test requires the use of genes marking the chromosomes. Sex-linked genes have not been available in either *Lymantria* or *Solenobia* and as long as the time law seemed to account for the mosaicism of *Drosophila* intersexes there seemed to be no need for their use in this organism. However, the striking similarity between the mosaicism in intersexes and that in gynanders made it desirable to conduct a specific test for possible X-chromosomal differences between the male and female areas of intersexes. Accordingly, many of the crosses of triploid females to diploid males, which yielded the main group of intersexes, were arranged in such a way as to result in the X-chromosomal genotype $y\ sn^3/++$ (where y = yellow body and bristle color, and sn^3 = singed, twisted bristles). Since y and sn^3 are recessives, the phenotype of the heterozygous flies is normal. Should, however, a loss of an X-chromosome occur, as in the origin of most gynanders, the resulting cells would be either $++$ or $y\ sn^3$. The former genotype would yield a normal phenotype, the latter a yellow singed area. Chromosomally, the loss of an X-chromosome from a 2X3A cell would result in an 1X3A cell. This constitution is that of a meta-male (=supermale) whose terminal abdominal pigmentation is that of a male. If the pigmentation of 2X3A areas were always female-like, then the phenotypic female-male mosaicism could be accounted for by a chromosomal 2X3A/1X3A mosaicism.

The approximately 200 specimens in the main group of intersexes which were $y\ sn^3/++$ obtained their mutant carrying X-chromosome from their male parent and the other from their female parent. If chromosomal loss is responsible for the mosaicism of intersexes and if such loss involves as frequently the paternal as the maternal X-chromosome, then in half of the cases the male areas of the heterozygous intersexes should be normal and in the other half yellow singed. In fact, all male areas were wholly or overwhelmingly normal. This rules out the hypothesis that the usual origin of male areas is due to simple chromosome loss, unless in intersexes the loss is restricted to the paternal, $y\ sn^3$ X-chromosome and thus leaving only the maternal $++$ chromosome. This

would be an unlikely situation, but its possible existence was subject to a test. The "supplementary group" of intersexes mentioned earlier was obtained for this purpose. The triploid mothers of these individuals had a pair of attached X-chromosomes carrying, among others, the genes *y* and *sn*⁺ and a free X-chromosome carrying *y sn*³ and *B* (Bar, dominant). The fathers had a *y*⁺ *sn*⁺ chromosome. The intersexes selected for the supplementary group were Bar-eyed and, in the majority of cases, presumably *y sn*³*B*/+++ (in the minority of cases crossing over in the 3N parents would remove both *y* and *sn*³ or either one of them from the original *y sn*³*B* chromosome). Essentially then, the supplementary intersexes had their *y sn*³ carrying X-chromosome derived maternally and the +++ chromosome paternally, which is the reverse of the derivation in the main group of intersexes.

Among the supplementary intersexes there were 27 male-type individuals and 31 mosaic individuals. If the male-type areas of the supplementary intersexes were due to loss of the paternal X-chromosome, then all such areas should have been *y sn*³. In fact, none of them were of this genotype. Thus X-chromosome loss is excluded in both the main and the supplementary groups of intersexes.

Independent of the male-female mosaicism of the intersexes, areas marked by a *y sn*³ phenotype were observed. Out of approximately 200 intersexes of the main group which were heterozygous for *y sn*³, about 60 had a total of about 75 areas with one or more yellow singed bristles (the uncertainties implied in the statement regarding numbers is mainly due to occasional lack of clarity in the phenotype). Most of the areas were very small, only 6 being marked by more than 3 bristles (Fig. 5). Moreover, only about one third of the *y sn*³ areas were on the terminal segments which are clearly dimorphically colored. As far as could be judged the coloration around the *y sn*³ bristles was that of the background, dark in male surroundings and not dark in the few cases of female surroundings. Small *y sn*³ spots were also encountered on the supplementary intersexes, but in regions sexually not dimorphic. It seems clear that the existence of the *y sn*³ areas does not change the verdict that the usual origin of male area in intersexes is not due to simple X-chromosome loss. Nor do the *y sn*³ spots seem to be the result of chromosome loss since otherwise they should

have been accompanied by dark pigmentation when on a female background. It is likely that the $y\ sn^3$ spots originated as a consequence of somatic crossing over between the $y\ sn^3/+ +$ X-chromosomes, a process which does not change the 2X3A constitution of the resulting cells.

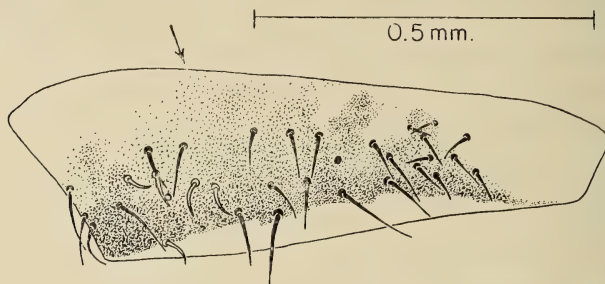


FIG. 5.

Fifth tergite of a 2X3A intersex of the genotype $y\ sn^3/+ +$ showing 6 $y\ sn^3$ bristles (of one of these bristles only the socket is present, the seta proper having been lost. Similarly the black circle on the right half of the tergite represents the socket of a normal bristle.)

One more possibility needs to be discussed. The triploid mothers of the intersexes had two of their X-chromosomes attached to one another, the third being free. Most intersexes selected for this study had obtained the free X-chromosome from the mother and another X-chromosome from the father. Thus, they should normally not possess a Y-chromosome. The presence of a Y-chromosome in at least some of the intersexes can, however, not be excluded, since either of the parents may have carried an extra Y. If this were true, somatic crossing over could have occurred between the Y and one of the X-chromosomes (STERN, 1936), a process which could lead to a twin spot of 3X3A/1X3A (triploid female/metamale) constitution. In one half of the cases the 1X3A area would be $y\ sn^3$. Had crossing over between X- and Y-chromosomes been of frequent occurrence, the $y\ sn^3$ spots with male type pigmentation should have frequently been accompanied by twin areas with female pigmentation. This was not observed, leading to the conclusion that the $y\ sn^3$ spots were most likely due to somatic crossing over between two X-chromosomes. In summary, the experiments with genetically marked X-chromosomes support

the theory that the cells of intersexes are uniformly 2X3A in constitution, and that their male/female mosaicism is a developmental phenomenon independent of number of X-chromosomes.

Apart from loss of an X-chromosome there is another possibility of chromosome variation to account for the mosaicism of intersexual phenotypes. This is reduction of the triploid autosomal state to a diploid one. Intersexes would then consist of 2X3A and 2X2A cells, the former assumedly of male, the latter assuredly of female type. Although this seemed to be a very unlikely possibility, mitotic reduction of polyploid to diploid genotypes is after all not unknown in some organisms. To test for its possible occurrence in *Drosophila* intersexes, an experiment was carried out in which the intersexes were homozygous or compound for recessive yellow alleles, y or y^2 , and in which one of the second chromosomes carried the dominant not-yellow normal allele, y^+ , as an insertion in the left arm (" sc^{191} " insertion from translocation T (1;2) sc^{19}). If elimination of an autosomal set as tested with a marked second chromosome was responsible for the mosaicism of pigmentation, there would have been a chance of one in three that the y^+ carrying second chromosome was involved. Therefore, one-third of the female-type areas of intersexes should have shown yellow coloration. Ninety-one intersexes were obtained of which 19 had fully male, 62 fully female and 10 mosaic pigmentation. Among the 72 intersexes of either fully female coloration or female/male mosaicism not one was yellow; indeed no yellow areas were seen on any of the intersexes. This, then, excludes elimination of a second chromosome and presumably of a whole autosomal set as an explanation of the sexual mosaicism in intersexes.

DISCUSSION

The determination of the sexually alternative abdominal coloration in *Drosophila* intersexes is another example of what may be called " Seiler's rule ". According to this rule the sexual phenotype of genetically intersexual cells is either typically male or typically female, without intermediates. It is not a rule without exceptions since, as cited in the introduction to this paper, loci for intersexuality are known which lead to intermediate expression of certain sexual traits. There seem to be different levels of sex

determination, one in which a basic decision between maleness and femaleness is made, and a variety of others in which a developmental modification is secondarily superimposed on the basic decision (see STURTEVANT, 1920). This conclusion is derived from considerations of phenotypes, but its validation has to await knowledge of the cell-physiologic events underlying the expression of the sexual phenotypes.

In the 2X3A intersexes of *Drosophila* the decision in regard to sexual type seems to take place in different cells over a considerable period of development. This follows from the great variability in extent of the male and female areas. The occurrence of gynander-like abdomina in which a whole series of tergites on one side of the mid-line are male and, on the other side, female, suggests a very early sexual determination, while the occurrence of small female areas within a single predominantly male half tergite, or the reverse situation, suggest late determination.

The literature contains a brief account of mosaicism in another type of sexually different pigmentation (Helen REDFIELD, in MORGAN, REDFIELD and MORGAN, 1943). The X-linked mutant eosin (w^e) causes a lighter pigmentation in the eyes of males than of females. Triploid intersexes which are homozygous for eosin usually show the lighter color of eosin males. REDFIELD observed that the eyes of 2X3A intersexes which were homozygous for eosin are sometimes mosaic, usually showing patches of the darker female coloration on a background of male coloration, but at times showing much larger dark areas. REDFIELD also found mosaic eye colors in 2X3A intersexes homozygous for apricot (w^a). In diploids, apricot causes the eye color of males to be darker than that of females. In the intersexes there were patches of lighter pigmentation on a darker background. Thus, in general, the mosaic patches in both eosin and apricot take on the color of the female eye. These findings may serve as an additional suggestion for a basic sexual switch mechanism in intersexes which in turn leads to alternative expression of the two eye color mutants.

I am grateful to Dr. Chiyoko Tokunaga for preparing the camera lucida drawings and the photomicrograph for the accompanying illustrations, and to Eva Sherwood for collaboration in obtaining and preparing the intersexes for study.

SUMMARY

The coloration of the terminal abdominal tergites in 2X3A intersexes of *Drosophila melanogaster* may resemble closely that of either a male or a female. In many specimens, however, the coloration consists of a sharply delineated mosaic of male and female areas. On the anterior segments the width of the pigmented bands is greater in females than in males. This makes it possible in suitable cases to recognize pigmentation mosaicism over all abdominal tergites. Use of sex-linked and autosomal genes leads to the conclusion that the intersexual mosaicism is not due to mosaicism caused by chromosome loss or somatic crossing over. It seems to be a product of alternative sexual determination and corresponds to the findings by SEILER on intersexes in the moth *Solenobia*.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Färbung der abdominalen Endtergite bei 2X3A Intersexen von *Drosophila* kann der eines Männchens oder eines Weibchens sehr ähnlich sein. Bei vielen Individuen jedoch besteht die Färbung aus einem scharf abgesetzten Mosaik männlicher und weiblicher Areale. Die Breite der pigmentierten Bänder in den vorderen Abdominaltergiten ist bei Weibchen grösser als bei Männchen. Dies ermöglicht es in geeigneten Fällen, Färbungsmosaikbildung auf allen Abdominaltergiten zu erkennen. Mit Hilfe geschlechtsgebundener und autosomaler Gene lässt sich zeigen, dass die intersexuelle Mosaikbildung weder durch Chromosomenverlust noch durch somatischen Faktorenaustausch bedingt ist. Sie scheint das Produkt alternativer Geschlechtsbestimmung zu sein und entspricht den Befunden SEILERS an der Lepidoptere *Solenobia*.

RÉSUMÉ

La coloration des tergites terminaux de l'abdomen de *Drosophiles* intersexuées 2X3A peut présenter beaucoup de ressemblance avec celle d'un mâle ou d'une femelle. Cependant, sur beaucoup d'individus,

la coloration est composée d'une mosaïque de zones mâles et femelles bien délimitées. Les bandes pigmentées des tergites abdominaux antérieurs sont plus larges chez les femelles que les mâles. Cela permet, dans les cas favorables, de reconnaître les formations colorées en mosaïque sur tous les tergites abdominaux. A l'aide des gènes liés au sexe ou autosomaux, on peut démontrer que la formation des mosaïques chez les *Drosophiles* intersexuées n'est pas due à la perte de chromosomes ni à un échange somatique. Il semble donc que cette formation de mosaïques soit due à une détermination alternative du sexe, ce qui est en accord avec les observations de SEILER sur le Lépidoptère *Solenobia*.

LITERATURE

- BRIDGES, C. B. 1921. *Triploid intersexes in Drosophila melanogaster*. Science 54: 252-254.
- 1922. *The origin of variations in sexual and sex-limited characters*. Am. Naturalist 56: 51-63.
- 1932. *The genetics of sex in Drosophila*. Chapter 3 in Sex and Internal Secretion (E. Allen, ed.) pp. 55-93. Williams and Wilkins Co., Baltimore.
- 1939. *Cytological and genetic basis of sex*. Chapter 2 in Sex and Internal Secretion, 2nd ed. (E. Allen, ed.) pp. 15-63. Williams & Wilkins C., Baltimore.
- DOBZHANSKY, T. 1930. *Genetical and environmental factors influencing the type of intersexes in Drosophila melanogaster*. Am. Naturalist 56: 261-271.
- and BRIDGES C. B. 1928. *The reproductive system of triploid intersexes in Drosophila melanogaster*. Am. Naturalist 62: 425-434.
- GOLDSCHMIDT, R. 1915. *Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts*. Biol. Zentralbl. 35: 565-570.
- HANNAH-ALAVA, A. and C. STERN, 1957. *The sexcombs in males and intersexes of Drosophila melanogaster*. J. exp. Zool. 134: 533-556.
- HILDRETH, P. E. 1965. *Doublesex, a recessive gene that transforms both males and females of Drosophila into intersexes*. Genetics 51: 659-678.
- HOLLINGSWORTH, M. J. 1964. *Sex-combs of intersexes and the arrangement of the chaetae on the legs of Drosophila*. J. Morphol. 115: 35-52.

- KERKIS, J. 1934. *On the mechanism of the development of triploid intersexuality in Drosophila melanogaster*. C. R. Acad. Sci. SSSR. 3: 288-294.
- MORGAN, T. H. and BRIDGES, C. B. 1919. *The origin of gynandromorphs*. pp. 1-122 in Contributions to the Genetics of Drosophila melanogaster. Carnegie Inst. Wash. Publ. No. 278.
- MORGAN, T. H., BRIDGES, C. B. and STURTEVANT, A. H. 1925. *The genetics of Drosophila*. Bibliogr. Genet. 2: 1-262.
- MORGAN, T. H., REDFIELD, H. and MORGAN, L. V. 1943. *Maintenance of a Drosophila stock center, in connection with investigations on the constitution of the germinal material in relation to heredity*. Carnegie Inst. Yearbook 42: 171-175.
- SEILER, J. 1949. *Das Intersexualitätsphänomen*. Experientia 5: 425-438.
- 1958. *Die Entwicklung des Genitalapparates bei triploiden Intersexen von Solenobia triquetrella F.R. (Lepid. Psychidae). Deutung des Intersexualitätsphänomens*. Roux' Arch. Entwickl.-Mech. 150: 199-372.
- 1965. *Sexuality as developmental process*. Proc. XI. Intern. Congr. Genet., The Hague, Genetics To-day 2: 199-207.
- STERN, C. 1936. *Somatic crossing over and segregation in Drosophila melanogaster*. Genetics 21: 625-730.
- 1965. *Synthesis*. Proc. XI. Intern. Congr. Genet., The Hague, Genetics To-day 2: 221-226.
- STURTEVANT, A. H. 1920. *Intersexes in Drosophila simulans*. Science 51: 325-327.
- WÜLKER, W. 1962. *Parasitäre und nichtparasitäre geschlechtliche Aberrationen bei Chironomiden (Dipt.)*. Zool. Anz. Suppl. 25: 132-139.
-



Zur Sexualbiologie von *Hydra attenuata* (Pall.)

von

Pierre TARDENT

Zool. Institut der Universität Zürich

Mit 8 Textabbildungen

*Herrn Prof. Jakob Seiler
zum 80. Geburtstag gewidmet*

1. EINLEITUNG

Trotz der grossen Zahl von Arbeiten, die sich bis heute mit den verschiedenen Aspekten der Sexualbiologie der Gattung *Hydra* befasst haben (NUSSBAUM 1907, GOETSCH 1922, 1927, GROSS 1925, KUWABARA 1936, WIESE 1953, BRIEN 1951-1964, BURNETT UND DIEHL 1964 et al.) hat noch keine der damit verbundenen, grundlegenden Fragen eine zufriedenstellende Abklärung gefunden. Für den Entwicklungsphysiologen betrifft dies vor allem diejenigen Probleme, die mit dem Determinations- und Differenzierungs-geschehen eng verknüpft sind und die Auslösung der Gametogenese sowie den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung betreffen.

Obschon z.B. zuverlässige Befunde es wahrscheinlich erscheinen lassen, dass die sexuelle Aktivität von *Hydra* durch Faktoren der physikalisch-chemischen Umwelt gesteuert werden, sind wir über die Wirkungsmechanismen dieser Faktoren noch ungenügend orientiert. Es handelt sich vor allem darum, diejenigen Geschehnisse aufzuklären, die auf dem Niveau der Zelle darüber entscheiden, ob die Zelle einen somatischen oder einen geschlechtlichen Funktionszustand einzuschlagen hat. Einer der aktuellsten

Aspekte dieses Determinations- und Differenzierungsproblems ist also noch ungelöst.

Nicht anders liegen die Dinge in Bezug auf den Mechanismus der Geschlechtsbestimmung. Obwohl diese Frage schon wiederholt und eingehend erörtert worden ist, fehlen auch hier noch die entscheidenden Befunde. Die noch herrschenden Unklarheiten und Missverständnisse sind sehr oft die Folge einer Tendenz, die bei einer bestimmten Art gemachten Befunde zu extrapolieren, ohne die Zuständigkeit der Aussagen bei anderen Arten zu überprüfen. Dies gilt in beschränktem Mass auch innerhalb ein und derselben Art, wo Rassenbildungen eine irreführende Heterogenität des Untersuchungsmaterials bedingen können (KUWABARA 1936).

Aus diesem Grunde durfte auch in der vorliegenden Arbeit, die einen Beitrag zur Klärung der oben gestellten Fragen leisten soll, nicht auf gewisse Wiederholungen früherer Untersuchungen verzichtet werden.

Als Untersuchungsmaterial diente *Hydra attenuata* (Pall.), die schon von BRIEN UND RENIERS-DECOEN (1951), KUWABARA (1936) und anderen Autoren als eine Art mit labil gonochoristischen Eigenschaften beschrieben wurde.

2. MATERIAL UND METHODEN

Im Frühjahr 1962 erhielt ich aus der Limmat unweit ihrer Ausmündung aus dem Zürichsee eine Probe von Wasserpflanzen, die dicht mit *Hydra attenuata* (Pall.) besetzt waren. Diese Tiere bildeten das Ausgangsmaterial für sämtliche Beobachtungen und Experimente, über die in dieser Arbeit berichtet wird. *H. attenuata* bietet in Bezug auf ihre Haltung unter Laboratoriumsbedingungen keine aussergewöhnlichen Schwierigkeiten. Die vegetative Vermehrung durch Knospung ist bei reichlicher Fütterung intensiv und keiner jahreszeitlichen Periodizität unterworfen (Fig. 3). Die Intensität der blastogenetischen Vermehrung ist individuell verschieden (Tabelle 1).

Als Futter dient käuflich erworbenes „Seeplankton“, dessen Zusammensetzung in Bezug auf die relative Häufigkeit der verschiedenen Futterorganismen starken Schwankungen unterworfen ist. In der Regel überwiegen die Copepoden (*Cyclops*, *Diaptomus*),

während Cladoceren, meist *Daphnia longispina*, in geringeren Mengen vertreten sind. Nur bei sehr kleinen oder frisch geschlüpften Polypen verwenden wir Naupliuslarven von *Artemia salina* als Futter; denn die Vermehrungsrate von *H. attenuata* ist auch bei reichlicher Verabreichung von *Artemia* stets kleiner als nach Fütterung mit Copepoden und Cladoceren. Reservekulturen, Klone und isolierte Einzelindividuen werden in der Regel zwei Mal wöchentlich gefüttert. Tote und nicht angenommene Futtertiere werden im Laufe des auf die Fütterung folgenden Tages aus den Kulturgefässen entfernt. Diese Massnahme ist gleichzeitig mit einer teilweisen oder totalen Erneuerung des Wassers verbunden.

Grosse Aquarien, die der Aufzucht von Reservekulturen und Klonen dienen, werden mit Quellwasser beschickt, das aus einer dem zoologischen Institut reservierten Quellfassung stammt. Isolierte Versuchstiere dagegen werden in dem von LOOMIS (1953) entwickelten synthetischen Zuchtwasser gehalten.

Das Ausgangsmaterial für die einzelnen Versuchsreihen bilden in der Regel die heterogenen Reservekulturen, die in Vollglas oder Kunststoffaquarien untergebracht sind. Aus diesen Zuchten wurden im Frühjahr 1964 einzelne Polypen beider Geschlechter ausgewählt und in Halbrundschaalen, die 10 ccm Wasser fassen, isoliert. Jedes dieser „Stammtiere“, die einer täglichen Kontrolle unterzogen werden, ist mit arabischen Nummern gekennzeichnet. Seine vegetativ gezeugten Nachkommen werden in Plastikbechern oder Vollgasaquarien gesammelt und bilden Klone, welche die Nummer des dazugehörigen Stammtieres tragen. Eine Kontamination der Klone mit Individuen anderer Kulturen wird durch zweckmässige Vorsichtsmassnahmen verhindert. Die aus den regelmässig aufgesammelten Eiern schlüpfenden Polypen kommen in Halbrundschaalen und werden wie die Stammtiere überwacht und behandelt. Jeder Polyp dieser Aufzucht-Serie ist ebenfalls mit einer arabischen Nummer individuell gekennzeichnet.

3. DIE SEXUALAKTIVITÄT VON *H. ATTENUATA*

a. Allgemeines

Hydra attenuata ist eine labil gonochoristische Art (GOETSCH 1922, SCHULZE 1932, KUWABARA 1936, BRIEN UND RENIERS-

DECOEN 1951). Das bedeutet, dass weder ein strenger Gonochorismus wie z.B. bei *H. fusca* oder *H. pirardi* (PIRARD 1961), noch ein ausgesprochener Hermaphroditismus wie bei *H. viridis* (WHITNEY 1907, STAGNI 1961, 1963) vorliegt. Der sexuelle Determinationszustand von *H. attenuata* nimmt in Bezug auf diese beiden Extreme eine Mittelstellung ein. Obwohl einzelne Individuen über lange Zeitspannen ihrem Geschlecht treu bleiben, kommt es relativ häufig zu Inversionen des Geschlechts. Eine derartige Geschlechtsumkehr kann in seltenen Fällen durch eine kurze Phase echten Zwittertums eingeleitet werden (Fig. 1C). Ein Geschlechtsdimorphismus liegt nicht vor (S. 367), sodass das Geschlecht eines Individuums nur dann mit Sicherheit erkannt werden kann, wenn das Tier zur Bildung der Gonade schreitet (Fig. 1).

Unsere über fast zwei Jahre geführten Protokolle von isolierten Stammtieren bestätigen, dass ein und derselbe Polyp sein Geschlecht während mindestens 18 Monaten beibehalten kann. Innerhalb einer solchen Zeitspanne durchläuft er mehrere Perioden sexueller Aktivität oder sexueller „Krisen“ (BRIEN 1964), die hier als Sexualperioden bezeichnet werden. Diese sind durch längere oder kürzere Intervalle sexueller Inaktivität voneinander getrennt (vergl. Fig. 3). Das Problem, welche Faktoren für die Auslösung

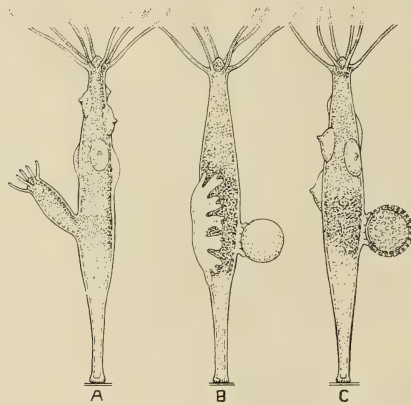


FIG. 1.

Die sexuellen Funktionszustände von *Hydra attenuata* (Pall). A: männlicher Polyp mit Hoden und Knospe; B: weiblicher Polyp mit Eifleck (links) und unbefruchtetem Ei (rechts); C: hermaphroditischer Polyp mit Hoden und befruchtetem Ei.

und Synchronisierung dieser Sexualperioden verantwortlich gemacht werden könnten, soll in einem anderen Kapitel besprochen werden.

Männliche Polypen von *H. attenuata* bilden, wenn sie in eine Sexualperiode eintreten, 1-10 Hoden, die im Ektoderm und vorzugsweise in der distalen Hälfte des Rumpfes lokalisiert sind (Fig. 1). Werden nur wenige Hoden erzeugt, so entstehen diese in der Regel unmittelbar unterhalb des Tentakelkranzes. Bei den männlichen Polypen streut die Länge der einzelnen Sexualperioden sehr stark (Fig. 3). Sie kann sich von einem Minimum von 2 Tagen über eine Zeitspanne von nahezu 2 Monaten erstrecken. Während dieser Zeit sind ständig Hoden vorhanden, wobei neu entstehende Hoden an die Stelle der sich erschöpfenden treten.

Die Zahl der „Hoden-Tage“ kann als grobes Mass für eine Beurteilung der Intensität der Sexualaktivität eines Individuums herangezogen werden. Die Summen der Hoden-Tage wurden bei 5 isolierten, unter gleichen Bedingungen gehaltenen männlichen Stammtieren (Nr. 8, 11, 12, 17, 18) ermittelt. Sie liegen für eine Beobachtungsperiode von einem Jahr (1. Juni 1964 - 31. Mai 1965) zwischen 119 und 152 Tagen ($\bar{x} = 132.8/365$). Dies bedeutet, dass die männlichen Polypen unter den gegebenen Laboratoriumsbedingungen während etwas mehr als $\frac{1}{3}$ der Zeit sexuell aktiv waren.

Beim weiblichen Polypen fällt die Axialregion, innerhalb der die Oogenese stattfindet, mit der Knospungszone zusammen (Fig. 1B). Sie liegt ungefähr in der Mitte der Rumpfsäule. Befruchtete Eier sind von einer Eischale umhüllt, die ausgeschieden wird, wenn das Ei noch am mütterlichen Eihalter fest sitzt (Fig. 1B). Bleibt die Befruchtung aus, was bei unseren isolierten weiblichen Stammtieren stets der Fall war, unterbleibt jede Schalenbildung. Die weisslichen, abortiven Eier lösen sich vom Eihalter, fallen auf den Grund des Gefässes und zerfallen innerhalb von wenigen Stunden. Der genaue Zeitpunkt der Befruchtung konnte noch nicht mit Sicherheit ermittelt werden. Nach unseren Beobachtungen muss sie schon stattfinden, bevor das Ei seine Kugelform angenommen hat.

Auch hier kann die Intensität der Gametogenese auf Grund der Zahl der gebildeten Eier beurteilt werden. Die Summe der von 5 weiblichen Stammtieren (Nr. 3, 7, 9, 10, 15) im Laufe eines

Jahres gebildeten Eier liegt zwischen einem Minimum von 14 und einem Maximum von 35 ($\bar{x} = 20.8$ Eier/Jahr). Die Werte sind einer starken Streuung unterworfen, obschon die miteinander verglichenen Tiere unter identischen Bedingungen gehalten wurden. In

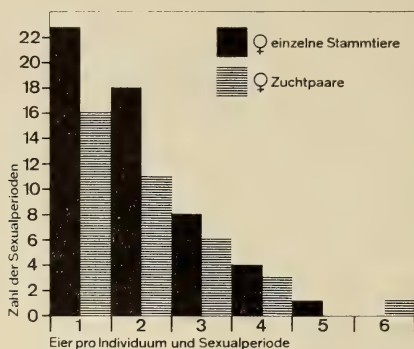


FIG. 2.

Hydra attenuata: Häufigkeiten der pro Individuum und Sexualperiode ermittelten Eizahlen (schwarz = isolierte weibliche Stamtiere, schraffiert = weibliche Partner von isolierten Zuchtpaaren).

diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, wieweit sich bei dieser Art Blastogenese und Gametogenese konkurrenzieren, eine Frage, die Gegenstand des folgenden Kapitels sein wird.

Die Zahl der von einem weiblichen Polypen innerhalb einer einzelnen Sexualperiode produzierten Eier ist variabel. In Fig. 2 sind die entsprechenden Häufigkeiten, wie sie bei isolierten Stamtieren (unbefruchtete Eier) ermittelt wurden, zusammengestellt. Aus der Darstellung ist unter anderem ersichtlich, dass ein und dasselbe Weibchen im Laufe einer Sexualperiode bis zu 6 Eier zu erzeugen in der Lage ist. Am häufigsten jedoch wird nur ein Ei pro Sexualperiode gebildet.

Fig. 2 zeigt ausserdem, dass sich isolierte Stamtiere, deren Eier nicht befruchtet werden können, in Bezug auf die Zahl der gebildeten Eier gleich verhalten wie Weibchen, die sich in Gesellschaft von männlichen Tieren befinden, d.h. deren Eier fast ausnahmslos befruchtet werden. Von 111 Eiern, die von den weiblichen Partnern der Zuchtpaare (vergl. S. 366) gebildet wurden, waren 93 befruchtet (Befruchtungsrate = 83.7%).

Die Zahl der in einer Sexualperiode gebildeten Eier ist demzufolge nicht, wie vermutet werden könnte, davon abhängig, ob eine Befruchtung des ersten Eies stattgefunden hat oder nicht.

Die Frage, welche Faktoren für die Zahl der erzeugten Eier verantwortlich sind, kann vorläufig nicht entschieden werden. In erster Linie sind dabei individuelle resp. periodische Unterschiede des Ernährungszustandes in Erwägung zu ziehen. Obgleich wir stets eine regelmässige und gleichförmige Fütterung der Versuchstiere angestrebt haben, können wir die Zuständigkeit des erwähnten Faktors nicht ausschliessen, ohne der Ueberwachung des Ernährungszustandes noch grössere Beachtung geschenkt zu haben.

b) *Beziehungen zwischen Gametogenese und Blastogenese*

Bei einigen Vertretern der Gattung *Hydra*, wie *H. fusca*, *H. pseudoligactis* und *H. pirardi* stehen Gametogenese und Blastogenese in einem ausgesprochenen Konkurrenzverhältnis (BURNETT UND DIEHL 1964). Die Polypen dieser Arten sind also nicht in der Lage, gleichzeitig sowohl sexuelle als auch asexuelle Fortpflanzungsprodukte zu bilden.

Bei einer anderen Artengruppe, zu der *H. littoralis*, *H. viridis* und *H. attenuata* gehören, schliessen sich die beiden Fortpflanzungsmodi nicht gegenseitig aus (WHITNEY 1907, KUWABARA 1936, BRIEN UND RENIERS-DECOEN 1951, BURNETT UND DIEHL 1964 *et al.*). Bei der letztgenannten Art finden sich öfters Individuen beider Geschlechter, die neben mehreren Knospen gleichzeitig auch Gonaden bilden. Dieser Fall trifft bei männlichen Tieren häufiger ein als bei weiblichen, aber der Unterschied ist lediglich darauf zurückzuführen, dass die Sexualperioden der Männchen länger andauern als diejenigen der Weibchen.

Eine chronologische Gegenüberstellung der Knospungstätigkeit und der Sexualaktivität im Falle beider Geschlechter (Fig. 3 D und E) zeigt aber, dass sich die beiden Fortpflanzungsprozesse auch hier beeinflussen, wenn auch nicht in dem für die drei erstgenannten Arten geltenden Ausmass. Die graphischen Darstellungen D und E der Fig. 3 lassen erkennen, dass die Intensität der Knospung vor dem Beginn jeder Sexualperiode und während derselben merklich nachlässt. Dies schliesst jedoch nicht aus,

dass gut ernährte Tiere auch während der Gametogenese blastogenetisch tätig sein können (vergl. Fig. 3A, B, C).

e) Auslösung und Synchronisierung der Sexualperioden

Unter den gegebenen Laboratoriumsbedingungen ist die Sexualaktivität von *H. attenuata* nicht auf bestimmte Jahreszeiten beschränkt, sondern erstreckt sich über das ganze Jahr, wobei sich län-

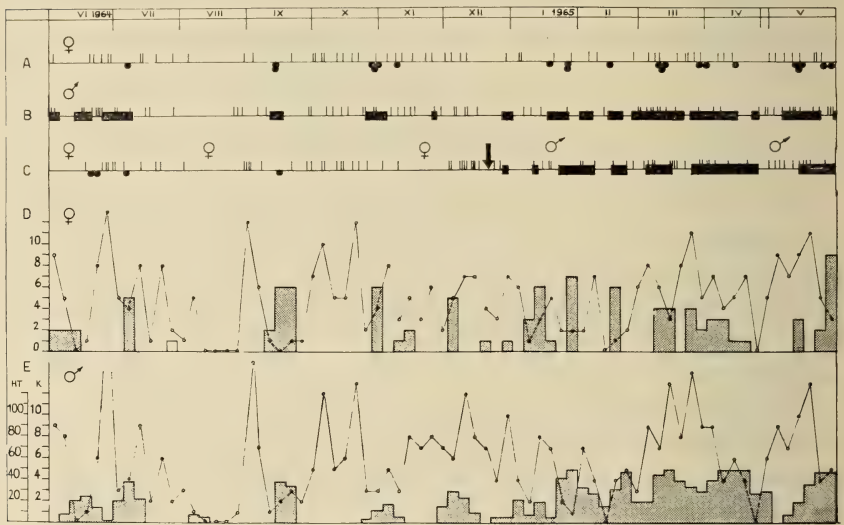


FIG. 3.

Chronologische Zusammenstellung der Vermehrungstätigkeit von isolierten Stamtieren (Beobachtungsperiode: 1. Juni 1964 - 31. Mai 1965).

A-C: Protokolle von isoliert gehaltenen weiblichen und männlichen Stamtieren (A = No. 9, B = No. 11, C = No. 16). Zeichenerklärung: ⊥ = Knospen; ● = Eier; — = Hodenbildung. Der Zeitpunkt der bei C erfolgten spontanen Geschlechtsumkehr ist durch einen senkrechten Pfeil gekennzeichnet.

D: Zusammenfassende Darstellung der Oogenese und Blastogenese von 5 weiblichen Stamtieren (No. 3, 7, 9, 10, 15). Die angegebenen Werte entsprechen den Summen der in 5-tägigen Perioden gebildeten Knospen resp. Eier. Zeichenerklärung: —○— = Summe der Knospen; Säulen: Summe der Eier.

E: Spermatogenese und Blastogenese von 5 männlichen Stamtieren (No. 8, 11, 12, 17, 18). Die Werte sind wie bei D in Perioden von 5 Tagen zusammengefasst. Zeichenerklärung: —○— = Summe der Knospen K; Säulen: Summe der Hoden-Tage HT.

gere und kürzere Sexualperioden, die durch ebenso unregelmässige Intervalle sexueller Inaktivität voneinander getrennt sind, folgen (Fig. 3).

In grossen Mischkulturen, in denen männliche und weibliche Polypen vertreten sind, setzt die Gametogenese jeweils epidemisch ein und erfasst einen hohen Prozentsatz der Tiere beider Geschlechter, bei denen die Bildung von Gonaden mehr oder weniger synchron beginnt.

Es gilt somit, diejenigen Faktoren und Mechanismen aufzudecken, die für die Auslösung und damit für die Synchronisierung der Sexualperioden verantwortlich sind. Die zahlreichen Untersuchungen zu diesem Problem (WHITNEY 1907, GROSS 1925, WIESE 1953, BRIEN 1962, BURNETT UND DIEHL 1964 *et al.*) deuten darauf hin, dass die primären Faktoren in der physikalisch-chemischen Umwelt zu suchen sind. Von *H. fusca* und *H. pirardi* z.B. ist bekannt, dass die Gametogenese allein durch eine plötzliche Senkung der Aussentemperatur auf 8 - 10° C ausgelöst werden kann (BRIEN 1962, BURNETT UND DIEHL 1964). LOOMIS (1957, 1959) seinerseits findet, dass durch Erhöhung des PCO₂ bei *H. littoralis* die gleiche Wirkung erzielt werden kann, während GROSS (1925) bei *H. fusca* schlechte Ernährungsbedingungen für die Auslösung der Gametogenese verantwortlich macht.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass bei jeder Art ein anderer Faktor oder ein anderer Faktorenkomplex für die Auslösung und Synchronisierung der Sexualaktivität zuständig ist. Das Problem ist heute trotz der intensiven Bearbeitung von einer befriedigenden experimentellen Lösung noch weit entfernt.

Wir haben deshalb für den besonderen Fall von *H. attenuata* die Frage erneut aufgegriffen und ihr eine Reihe von Untersuchungen gewidmet, die z.T. noch nicht abgeschlossen sind.

In einer auch anderen Fragestellungen gewidmeten Versuchsserie haben wir 11 aus je einem männlichen und einem weiblichen Polypen zusammengesetzte Zuchtpaare gebildet. Diese in Halbrundschalen (10 cm Zuchtwasser) isolierten Paare wurden unter gleichen Aussenbedingungen gehalten und auf ihr Sexualverhalten hin untersucht. Der chronologische Ablauf der Sexualperioden dieser Zuchtpaare zeigt, dass die Sexualaktivitäten der im gleichen Gefäss befindlichen Geschlechtspartner zeitlich gut aufeinander abgestimmt sind. Diese Uebereinstimmung äussert sich auch darin,

dass die vom weiblichen Partner erzeugten Eier fast ausnahmslos befruchtet wurden. Es kommt allerdings relativ häufig vor, dass der männliche Polyp Hoden ausbildet, ohne dass beim weiblichen

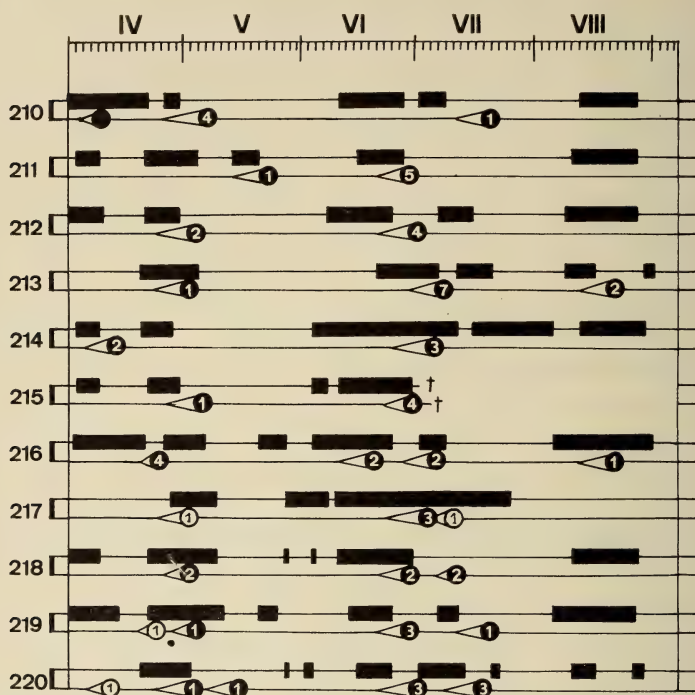


FIG. 4.

Chronologische Darstellung der Gametogenese bei isolierten Zuchtpaaren (siehe Text). Zeichenerklärung: — = Spermatogenese; ● = befruchtete Eier; ○ = unbefruchtete Eier; die Spitze des Keils vor jedem Kreis entspricht dem Beginn der Oogenese; die Zahlen in den Kreisen geben die Menge der in der gleichen Sexualperiode gebildeten Eier an.

Partner die Oogenese einsetzt. Das Gegenteil jedoch kann als seltene Ausnahme bezeichnet werden. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, die sinnvolle Synchronisierung der Spermatogenese und Oogenese könnte das Resultat einer stofflichen Wechselbeziehung zwischen den beiden Geschlechtspartnern sein. Ein Mechanismus also, der auch innerhalb grosser Populationen, wo die Gametogenese in der Regel epidemisch einsetzt, wirksam sein könnte. Diese Interpretation des Phänomens entspricht jedoch nicht den Tatsachen, weil die Sexualperioden auch dann noch

synchronisiert ablaufen, wenn die Tiere räumlich und physiologisch voneinander isoliert werden. Dies wird schon bei einer vergleichenden Gegenüberstellung des Verhaltens der voneinander isolierten Zuchtpaare (Fig. 4) deutlich und wird durch die Befunde der folgenden Versuchsgruppe bekräftigt.

In dieser Versuchsgruppe werden Vertreter beider Geschlechter unter Ausschluss jedes stofflichen Kontaktes einzeln in Halbrundschalen gehalten. Die Gefässe sind im Laboratorium unter gleichen Aussenbedingungen aufgestellt, und Fütterung und Wasserwechsel erfolgen gleichzeitig. Fig. 3A und B stellen die Protokollauszüge einer sich über ein Jahr ausdehnenden Beobachtungsperiode dar. Sie zeigen, dass die zeitlichen Abläufe der Sexualperioden beider Tiere weitgehend übereinstimmen. Dies wird noch deutlicher, wenn die entsprechenden Daten von mehreren isolierten Stammtieren zusammengefasst werden (Fig. 3D und E): Die Sexualperioden der weiblichen Polypen sind voneinander deutlich abgesetzt und folgen sich in unregelmässigen Zeitabständen. Sie sind in der Regel kürzer als diejenigen der Männchen, mit denen sie aber gut synchronisiert sind. Die Gametogenese setzt also auch bei isoliert gehaltenen Tieren mehr oder weniger epidemisch ein, wobei der Höhepunkt der männlichen Periode in den meisten Fällen mit der kürzeren Periode der Weibchen zusammenfällt.

4. GESCHLECHTSDIMORPHISMEN

Bei *H. attenuata* kann das Geschlecht des Polypen nur auf Grund der gebildeten Gonaden mit Sicherheit erkannt werden, da keine sekundären Geschlechtsmerkmale vorliegen. In Fig. 5 sind die Tentakelzahlen weiblicher und männlicher, aus verschiedenen Klonen stammender Individuen in Form von 2 Häufigkeitsdiagrammen miteinander verglichen. Die Maxima der beiden sich weitgehend deckenden Kurven fallen zusammen und liegen bei der Zahl 6. Die Zahl der Tentakel kann demzufolge nicht als Kriterium für die Unterscheidung der Geschlechter verwendet werden. Ueber histometrische, cytologische und biochemische Studien, die sich mit dem Dimorphismus-Problem bei *H. attenuata* befassen, soll in einer anderen Arbeit berichtet werden. Dieses Kapitel ist einigen Beobachtungen gewidmet, die es sich zur Aufgabe gemacht

haben, eventuelle, sich auf physiologischem Niveau äussernde Unterschiede aufzudecken.

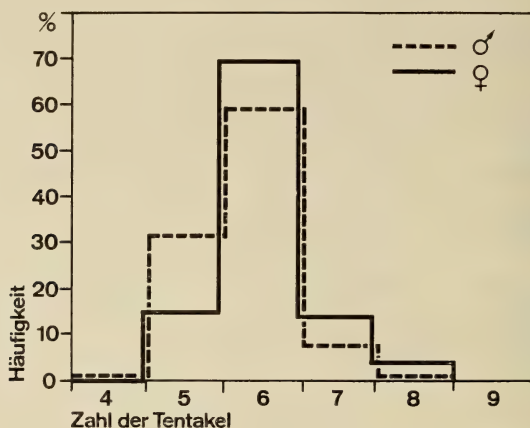


FIG. 5.

Häufigkeit der Tentakelzahlen von männlichen und weiblichen Polypen. Die Angaben stützen sich auf Auszählungen von mehr als 100 Individuen pro Geschlecht.

a) *Die vegetativen Vermehrungsleistungen männlicher und weiblicher Polypen.*

In Tab. 1 sind die Zahlen der von je 5 männlichen und weiblichen Tieren im Laufe eines Jahres erzeugten Knospen zusammengestellt. Trotz gleichförmiger Haltung und Behandlung der Tiere ist die Streuung der individuellen Werte relativ gross. Weibliche Polypen haben durchschnittlich 70.0, männliche 85.0 Knospen pro Jahr produziert. Der Unterschied ist mit einem $p > 5\%$ jedoch statistisch nicht gesichert, so dass die beiden Geschlechter hinsichtlich ihrer vegetativen Vermehrungsleistungen als gleichwertig zu bezeichnen sind.

b) *Die Geschlechtsreife der Knospen*

In der Regel überträgt sich bei *H. attenuata* das Geschlecht des Mutterpolypen auf die vegetativ erzeugten Knospen (S. 372). Der geschlechtliche Determinationszustand derselben äussert sich

TABELLE 1

Vergleich der vegetativen Vermehrungsleistungen und sexuellen Aktivität von männlichen und weiblichen Stamtieren für eine Beobachtungsperiode von 365 Tagen (1. Juni 1964-31. Mai 1965).

♀			♂		
No. Polyp	Knospen pro Jahr	Eizahl	No. Polyp	Knospen pro Jahr	Hodentage
3	69	14	8	83	119/365
7	73	19	11	73	152/365
9	60	22	12	81	140/365
10	59	35	17	89	185/365
15	89	14	18	99	128/365
\bar{x}	70.0	20.8	\bar{x}	85.0	132.8/365
<div style="text-align: center;"> <p>————— $p > 5\%$ —————</p> </div>					

aber erst dann, wenn sie erstmals nach erfolgter Trennung vom Muttertier Gonaden bilden. Das Intervall, das zwischen dem Freiwerden der Knospe und dem Beginn der ersten Sexualperiode liegt, ist von unterschiedlicher Länge.

Fig. 6A zeigt jedoch, dass die Geschlechtsreife bei männlichen Knospen früher eintritt als bei weiblichen, denn 76% der Männchen bilden 15 Tage nach erfolgter Ablösung oder schon früher Hoden, während die Oogenese nur bei 19% der Weibchen im gleichen Zeitraum einsetzt. Der Schwerpunkt des Eintritts der Geschlechtsreife liegt bei diesen also deutlich später.

In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass männliche Polypen gelegentlich vorgebildete Hoden des Mutterpolypen übernehmen. Dieser Fall kann eintreten, wenn dieser gleichzeitig Knospen und Hoden erzeugt, wobei ein Teil der männlichen Gonaden auf die entstehende Knospe übergreifen. Derartige Fälle sind in der in Fig. 6A dargestellten Erhebung nicht mitberücksichtigt.

c) Die Geschlechtsreife geschlüpfter Hydren

Wie für den Fall vegetativer Knospen haben wir den Eintritt der Geschlechtsreife bei jungen, aus befruchteten Eiern schlüp-

fenden Hydren ermittelt. Ueber diese Aufzuchtversuche soll im Zusammenhang mit einer anderen Fragestellung berichtet werden (S. 375). Es sei an dieser Stelle lediglich festgehalten, dass unter

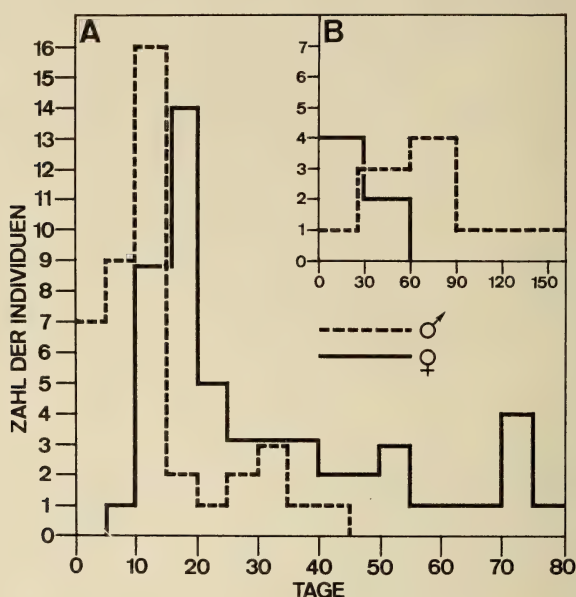


FIG. 6.

A: Beginn der Gametogenese (1. Sexualperiode) bei männlichen und weiblichen Knospen nach deren Loslösung vom Mutterpolypen. B: Beginn der Gametogenese (1. Sexualperiode) bei frisch geschlüpften männlichen und weiblichen Polypen.

den geschlüpften Hydren, die erstmals Sexualprodukte bilden, beide Geschlechter vertreten sind. Es liegt demzufolge kein Fall von Protandrie resp. Proterogynie vor. Die Zeitspanne, die zwischen dem Schlüpfen von *Hydra* und der erstmaligen Ausbildung von Gonaden liegt, ist auch hier individuell verschieden. Bei jungen Polypen, die männlich determiniert sind, d.h. die in der ersten Sexualperiode Hoden bilden, beansprucht die Reifung mehr Zeit als bei weiblich determinierten Individuen (Fig. 6B). Weibliche Tiere erreichen also hier, im Gegensatz zu solchen, die aus einem Knospungsprozess hervorgegangen sind, die Geschlechtsreife früher als männliche Individuen.

5. STABILITÄT UND LABILITÄT DER GESCHLECHTSDETERMINATION

Die Mehrzahl männlicher und weiblicher Individuen, die über Beobachtungsperioden von mehr als einem Jahr individuell überwacht werden, behalten ihr Geschlecht unverändert bei (Fig. 3A, B). Bei einem kleinen Prozentsatz der Stamtiere trat jedoch im Laufe der zweijährigen Beobachtungsperiode eine Umkehr des sexuellen Funktionszustandes ein.

a) *Spontane Inversionen*

Fig. 3C gibt in graphischer Darstellungsweise das Sexualverhalten eines einzelnen Stamtieres (No. 4) wieder, das am 31.8.1964 als weibliches Individuum isoliert worden war und als solches während Monaten Ovarien bildete, um dann plötzlich am 4.2.65 ohne erfassbare Ursache in den männlichen Funktionszustand überzuwechseln, den es bis heute beibehalten hat. Solche spontane Inversionen sind bei *H. attenuata* keine Seltenheit.

Derartige Fälle von spontaner Geschlechtsumkehr traten auch in den Kulturen von BRIEN UND RENIERS-DECOEN (1951) auf. Nach Angaben dieser Autoren waren die Inversionen stets reversibel, d.h. nur vorübergehender Natur. KUWABARA (1936) seinerseits findet „Rassen“, die sich auf Grund der Häufigkeit solcher Inversionsfälle voneinander unterscheiden.

Unsere Beobachtungen an einzeln gehaltenen Stamtieren beider Geschlechter zeigen, dass eine Inversion von einem relativ stabilen zu einem erneut stabilen Determinationszustand führt, der während Monaten unverändert erhalten bleibt (Fig. 3C).

Die Inversionen erweisen sich bei uns nur in einem einzigen Fall als reversibel. Es handelt sich dabei um das Stamtier 6, bei dem am 21.5.1965 eine Inversion vom weiblichen zum männlichen Geschlecht eingetreten war und das 5 Monate später zum ursprünglichen Zustand zurückkehrte. Im Laufe der 5 Monate dauernden männlichen Phase war das Tier während mehr als 2 Monaten sexuell aktiv.

Ueber die Ursachen, welche die spontanen Inversionen auslösen, liegen noch keine Anhaltspunkte vor, da sie innerhalb von Versuchs-

gruppen, die unter gleichen Bedingungen gehalten werden, nur vereinzelt auftreten und niemals epidemischen Charakter gezeigt haben.

b) *Das Geschlecht der Knospen*

Im Zusammenhang mit dem Problem der Stabilität resp. Labilität der Geschlechtsdetermination stellt sich die Frage, ob und wie weit sich der sexuelle Funktionszustand eines Polypen

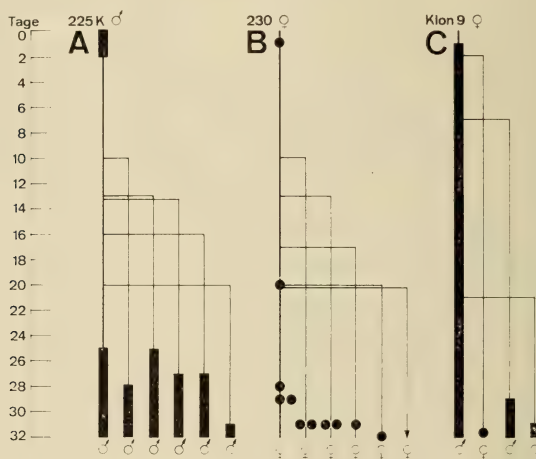


FIG. 7.

Chronologischer Verlauf der Gametogenese bei männlichen und weiblichen Mutterpolypen und deren Knospen. A-B: Normalfall—Geschlecht des Mutterpolypen überträgt sich unverändert auf die 5 Knospen. C: Ausnahmefall—Das Geschlecht der Knospen entspricht nicht durchwegs demjenigen des Mutterpolypen. Zeichenerklärung: —■— = Spermatogenese; ● = Eier.

auf dessen blastogenetisch erzeugte Nachkommenschaft überträgt, d.h. ob das Geschlecht der Knospe und von deren Nachkommen stets dem Geschlecht des Mutterpolypen entspricht.

Zur Untersuchung dieser Frage wurden aus verschiedenen Klonen je 10 männliche und weibliche Individuen isoliert. Die ersten 5 Knospen dieser Tiere wurden ihrerseits in Einzelschalen isoliert und bis zum Beginn der ersten Sexualperiode überwacht.

In Fig. 7A, B sind die Protokollauszüge von 2 repräsentativen Einzelfällen graphisch dargestellt. Alle 5 vom männlichen Polypen 225K erzeugten Knospen erwiesen sich als männlich. Auch die 5 vegetativen Nachkommen des Weibchens 230 blieben dem Geschlecht des Mutterpolypen treu. Diese beiden Fälle entsprechen der Regel. Es kommen jedoch Ausnahmen vor, von denen ein Beispiel in Abb. 7C wiedergegeben ist. Hier hat im Zusammenhang mit der Knospung eine Geschlechtsumkehr stattgefunden, indem die erste Knospe des männlichen Polypen Ovarien bildete. Die Häufigkeit derartiger Inversionen ist jedoch relativ gering. In einem Versuch wurde das Geschlecht der ersten 5 Knospen von je 10 weiblichen und männlichen Polypen ermittelt. Von den insgesamt 46 Knospen, die von den männlichen Polypen gebildet wurden, erwiesen sich deren 4 als weiblich ($< 10\%$). Demgegenüber behielten alle 49 von den weiblichen Tieren gebildeten Knospen das Geschlecht des Mutterpolypen bei.

Diese Beobachtungen zeigen, dass das Geschlecht vegetativer Knospen in der Regel dem des Mutterpolypen entspricht, dass aber Inversionen zwischen dem Mutterpolypen einerseits und der ersten Sexualperiode der Knospe andererseits vorkommen können. Im vorliegenden Fall betraf die Inversion nur den Wechsel vom männlichen zum weiblichen Funktionszustand. Inversionen im entgegengesetzten Sinn sind in anderen Zusammenhängen auch beobachtet worden, vor allem dann, wenn vorgängig im Mutterpolypen eine Inversion stattgefunden hat (Fig. 8).

Der sexuelle Determinationszustand der vegetativen Klonen entspricht weitgehend demjenigen des Mutterpolypen, aus dem das Klon hervorgegangen ist. Sporadisch jedoch treten Individuen auf, deren Geschlecht in der einen oder anderen Richtung umgeschlagen hat. Diese Inversionen können — wie gezeigt — sowohl im Moment der Knospung als auch in irgend einer Phase des Daseins eines Individuums erfolgt sein.

c) *Simultan-Hermaphroditen*

In den bis hier behandelten Fällen äusserten sich die bisexuellen Potenzen stets in zeitlich klar voneinander getrennten Phasen. Simultan-Hermaphroditen dagegen sind bei *H. attenuata* eine grosse Seltenheit.

In dem grossen zur Verfügung stehenden Untersuchungsmaterial traten während der 2-jährigen Beobachtungsperiode nicht mehr als 7 Individuen auf, die gleichzeitig Eier und Hoden aufwiesen (Fig. 1C). Das Verhalten dieser Individuen zeigt, dass dieser Zustand

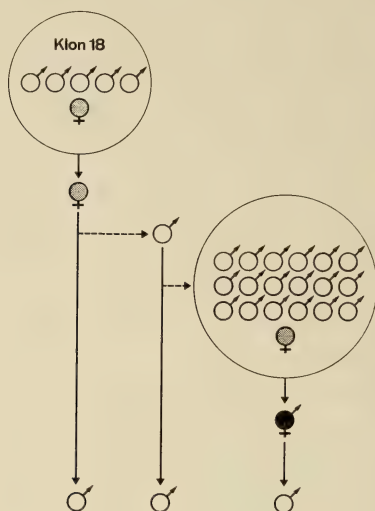


FIG. 8.

Genealogie eines seltenen Falles von Monoecie.

immer nur von kurzer Dauer ist und wieder zu einem eingeschlechtigen Zustand überleitet.

Die Vorgeschichte der ausnahmslos aus männlichen Klonen entstammenden Simultan-Hermaphroditen konnte leider nur in einem einzigen Fall (Fig. 8) in zuverlässiger Weise rekonstruiert werden. Dieser Fall sei hier kurz beschrieben: Aus dem männlichen Klon 18 wurde ein Polyp mit reifen Ovarien isoliert. Da die Möglichkeit einer Kontamination dieses Klons mit Tieren aus andersgeschlechtigen Klonen auszuschliessen ist, muss bei diesem Individuum in einem unserer Beobachtung entgangenen Zeitpunkt eine spontane Inversion stattgefunden haben. Diese erwies sich jedoch als reversibel, denn der weibliche Funktionszustand vermochte sich in diesem Fall nur während einer Sexualperiode durchzusetzen. Eine in dieser kurzen weiblichen Phase isolierte Knospe war männlich und erzeugte selber 19 vegetative Nachkommen,

von denen 18 männlich und eine einzige weiblich waren. Dieses einzelne Weibchen, das seinerseits isoliert und überwacht wurde, bildete in der darauffolgenden Sexualperiode gleichzeitig Hoden und Ovarien. Dieser hermaphroditische Zustand überdauerte jedoch nur eine einzige Sexualperiode, denn in der darauffolgenden Periode war das Tier rein männlich.

Die Genealogie dieses Simultanzwitters führt auf ein Individuum zurück, dessen geschlechtlicher Determinationszustand nach einmal erfolgter Inversion als ausgesprochen labil zu bezeichnen ist. Diese Labilität hat sich in der Folge auch auf die vegetativen Nachkommen übertragen und im besprochenen Beispiel ihre typische Äusserung gefunden. Derartige Fälle treten bei *H. attenuata* selten auf. Sie sind jedoch wertvoll für die experimentelle Bearbeitung des Determinationsproblems.

d) Das Geschlecht schlüpfender Polypen

Da die spontanen Inversionen, wie sie oben beschrieben wurden, in der Regel von einem stabilen zu einem wiederum stabilen Determinationszustand führen, stellt sich die Frage, ob dieses Phänomen im Sinne einer Protandrie resp. Proterogynie zu deuten ist.

Als Beitrag zu dieser Frage hat sich die folgende Versuchsserie die Aufgabe gestellt, das Geschlecht und das Geschlechtsverhältnis frisch geschlüpfter Polypen zu ermitteln. Zu diesem Zwecke wurden in sämtlichen Kulturgefässen die befruchteten Eier eingesammelt und entsprechend ihrer Herkunft in Halbrundschalen isoliert. Die der Eihülle entschlüpfenden jungen Polypen wurden ihrerseits isoliert und mit Larven von *Artemia salina*, später mit Seeplankton gefüttert. Das Verhalten jedes einzelnen Tieres in Bezug auf seine vegetative Vermehrung und erstmalige Ausbildung von Gonaden wurde täglich protokolliert.

In der Periode vom 1. Januar bis 8. Dezember 1965 schlüpften aus den aufgesammelten Eiern insgesamt 100 Hydren, von denen sich aber trotz aufmerksamer Wartung nur ein kleiner Prozentsatz als lebensfähig erwies. Ein grosser Prozentsatz der Jungtiere verweigerte, obschon die kleinen Nahrungspartikel direkt auf das Peristomfeld gelegt wurden, das angebotene Futter und ging einige Tage nach dem Schlüpfen zugrunde. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass diese Polypen keine oder nur sehr wenige

Nematocyten und z.T. keine interstitiellen Zellen besaßen. Die möglichen Ursachen dieser sonderbaren Erscheinung sollen in einer später erscheinenden Arbeit untersucht werden.

Eine erfolgreiche Aufzucht bis zum Erreichen der Geschlechtsreife gelang nur in 17 von 100 Fällen. Diese Tiere wurden als Stammtiere einzeln gehalten und gründeten neue vegetative Klone. Beim Eintritt in die erste Sexualperiode erwiesen sich von 17 Individuen 7 als Weibchen und 10 als Männchen. Bis heute konnte nur bei einem dieser Tiere eine Inversion beobachtet werden. 8 Monate nach dem Schlüpfen wechselte das Jungtier 101 vom weiblichen zum männlichen Funktionszustand über, nachdem es als Weibchen insgesamt 13 Sexualperioden durchlaufen hatte.

Die kleine Zahl der erfolgreichen Aufzuchten vermittelt leider keine zuverlässigen Angaben über das Geschlechtsverhältnis bei schlüpfenden Polypen von *H. attenuata*. Die wenigen Beobachtungen zeigen jedoch, dass beide Geschlechter vertreten sind und dass keine Protandrie oder Proterogynie im strengen Sinn vorliegt.

6. DISKUSSION

Die verschiedenen in dieser Arbeit erörterten Aspekte des Sexualverhaltens von *Hydra attenuata* (Pall.) zeigen, dass diese Art weder streng gonochoristisch noch hermaphroditisch ist. Es handelt sich vielmehr um einen „labilen Gonochorismus“ oder — um die Terminologie von BACCI (1950) zu verwenden — um einen „nicht balancierten Hermaphroditismus“. Die Polypen behalten im Allgemeinen ihren sexuellen Determinationszustand über lange Perioden unverändert bei und übertragen ihn auch auf ihre vegetativ erzeugten Nachkommen. Inversionen vom männlichen zum weiblichen resp. weiblichen zum männlichen Zustand sind jedoch keine Seltenheit (vergl. KUWABARA 1936, BRIEN UND RENIERS-DECOEN 1951). Sie sind sowohl bei isolierten Individuen, als auch in Klonen oder Mischkulturen aufgetreten, wobei die Ursachen derartiger spontaner Inversionen vorläufig noch unbekannt sind. Nach unseren Beobachtungen führt jede Geschlechts-umkehr von einem stabilen Zustand zu einem neuen, wiederum stabilen Determinationszustand. Dieses Ereignis wird also bei unserem Material nicht durch eine zweite Inversion wieder rück-

gänglich gemacht, wie dies von BRIEN UND RENIERS-DECOEN (1951) bei der gleichen Art beobachtet wurde. Nur in einem Einzelfall erwies sich eine Inversion als reversibel. Für diese Unstimmigkeit zwischen unseren Befunden und denjenigen der erwähnten Autoren dürften rassenbedingte Unterschiede verantwortlich sein, wie sie von KUWABARA (1936) im Zusammenhang mit der Labilität des Determinationszustandes bei dieser Art postuliert worden sind.

Während also Inversionen relativ häufig vorkamen, waren in unserem Fall Simultanzwitter, d.h. Individuen, die gleichzeitig Eier und Hoden bilden, eine grosse Seltenheit. Der hermaphroditische Zustand konnte sich stets nur während einer einzigen Sexualperiode behaupten. Sein Auftreten war immer mit einer Inversion verbunden und bildete eine Zwischenetappe auf dem Weg von einem Geschlecht zum anderen.

Spontane Inversionen kamen in beiden Richtungen vor. Bei isolierten „Stammtieren“ erfolgte der Umschlag von weiblich zu männlich häufiger als der entgegengesetzte. Im Falle der Geschlechtsdetermination der Knospen jedoch sind die Verhältnisse gerade umgekehrt: In der Regel entspricht das Geschlecht der vegetativ gezeugten Knospe demjenigen des Mutterpolypen. In den vereinzelten Fällen (6.4%), in denen diese Regel durchbrochen wurde, erfolgte die Inversion ausnahmslos vom männlichen zum weiblichen Funktionszustand. Solange der Mechanismus der Geschlechtsdetermination sich unserer Kenntnis entzieht, ist es auch verfrüht, über die Ursachen der hier aufgezeigten Unterschiede und der spontanen Inversionen allgemein Vermutungen zu äussern.

Wir haben dem Problem der Geschlechtsdetermination von *H. attenuata* eine Reihe experimenteller Untersuchungen gewidmet, bei denen es gelungen ist, Inversionen durch Röntgenstrahlung und Transplantation herbeizuführen. Ueber die Resultate dieser Versuche wird an einer andern Stelle berichtet (TARDENT 1966).

Eine zweite Aufgabe stellt uns die Frage nach den Faktoren, die bei *Hydra attenuata* die Gametogenese auslösen und nach der dazugehörigen Reaktionskette. Bei dieser Art ist es bis jetzt nicht gelungen, die Spermatogenese resp. Oogenese durch relativ einfache Manipulationen, wie Erhöhung des PCO_2 (LOOMIS 1957, 1959) oder Erniedrigung der Aussentemperatur (BRIEN 1962, BURNETT UND DIEHL 1964, WIESE 1953 *et al.*) künstlich einzuleiten.

Es konnte gezeigt werden, dass die Synchronisierung nicht auf einer von einzelnen Individuen ausgehenden stofflichen Wirkung beruhen kann, denn auch isoliert gehaltene Polypen beider Geschlechter sind der gleichen Rhythmik unterworfen. Es muss deshalb nach anderen Faktoren oder möglichen Faktorenkombinationen gesucht werden, die bei *H. attenuata* die Gametogenese steuern.

Obschon sich schon zahlreiche Autoren mit den Problemen der Sexualbiologie der Gattung *Hydra* auseinandergesetzt haben, sind die wichtigsten Fragen, die das Determinations- und Differenzierungsgeschehen direkt betreffen, noch ungelöst und verdienen es, weiterhin aufmerksam verfolgt zu werden.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Sexualverhalten der labil gonochoristischen *Hydra attenuata* (Pall.) wurde während einer 2 Jahre dauernden Beobachtungsperiode untersucht. Die sich über das ganze Jahr verteilenden und durch unregelmässige Intervalle voneinander getrennten Sexualperioden setzen epidemisch ein. Die die Gametogenese auslösenden Faktoren sind bei dieser Art noch unbekannt, da sich Licht, Ernährungszustand und PCO² als unzuständig erwiesen haben.
2. Blastogenese und Gametogenese schliessen sich gegenseitig nicht aus, aber vor jeder Sexualperiode tritt eine Verringerung der Knospungstätigkeit ein.
3. Der männliche resp. weibliche Determinationszustand bleibt meist über zahlreiche Sexualperioden unverändert erhalten, und er überträgt sich in der Regel auf die vegetativen Nachkommen.
4. Spontane Inversionen des Geschlechts in beiden Richtungen, deren Ursachen nicht bekannt sind, wurden relativ häufig beobachtet. Sie sind meist nicht reversibel und können in seltenen Fällen über eine kurze echt hermaphroditische Phase erfolgen.
5. Unter schlüpfenden Polypen sind beide Geschlechter vertreten. Bei weiblichen Individuen tritt die Geschlechtsreife früher ein als bei männlichen. Im Falle der heranwachsenden Knospen liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt.

RÉSUMÉ

1. Le comportement sexuel de l'*Hydra attenuata* (Pall.), une espèce dont le gonochorisme est instable, a été étudié pendant une période de 2 ans. Les périodes sexuelles séparées l'une de l'autre par des intervalles irréguliers se répartissent sur toute l'année, et sont déclenchées d'une manière épidémique. Les facteurs qui induisent et synchronisent la gamétogénèse chez cette espèce sont encore inconnus, car la température, l'état de nutrition et le PCO_2 se sont révélés comme étant inefficaces.
2. La blastogénèse et la gamétogénèse ne s'excluent pas mutuellement, mais l'intensité du bourgeonnement diminue avant et pendant une période gamétogénétique.
3. Pendant de longues périodes l'individu reste fidèle à son sexe qui normalement est transmis aux descendants issus de la blastogénèse.
4. Des inversions du sexe dans les deux sens sont relativement fréquentes. Elles sont normalement irréversibles et mènent à un état de nouveau stable. Le cas d'hermaphrodisme simultané est rare et représente toujours une étape intermédiaire d'une inversion du sexe.
5. Dans les polypes provenant des œufs les deux sexes sont représentés. Les individus femelles atteignent leur maturité sexuelle plus tôt que les mâles, c'est l'inverse pour les polypes provenant de bourgeons.

SUMMARY

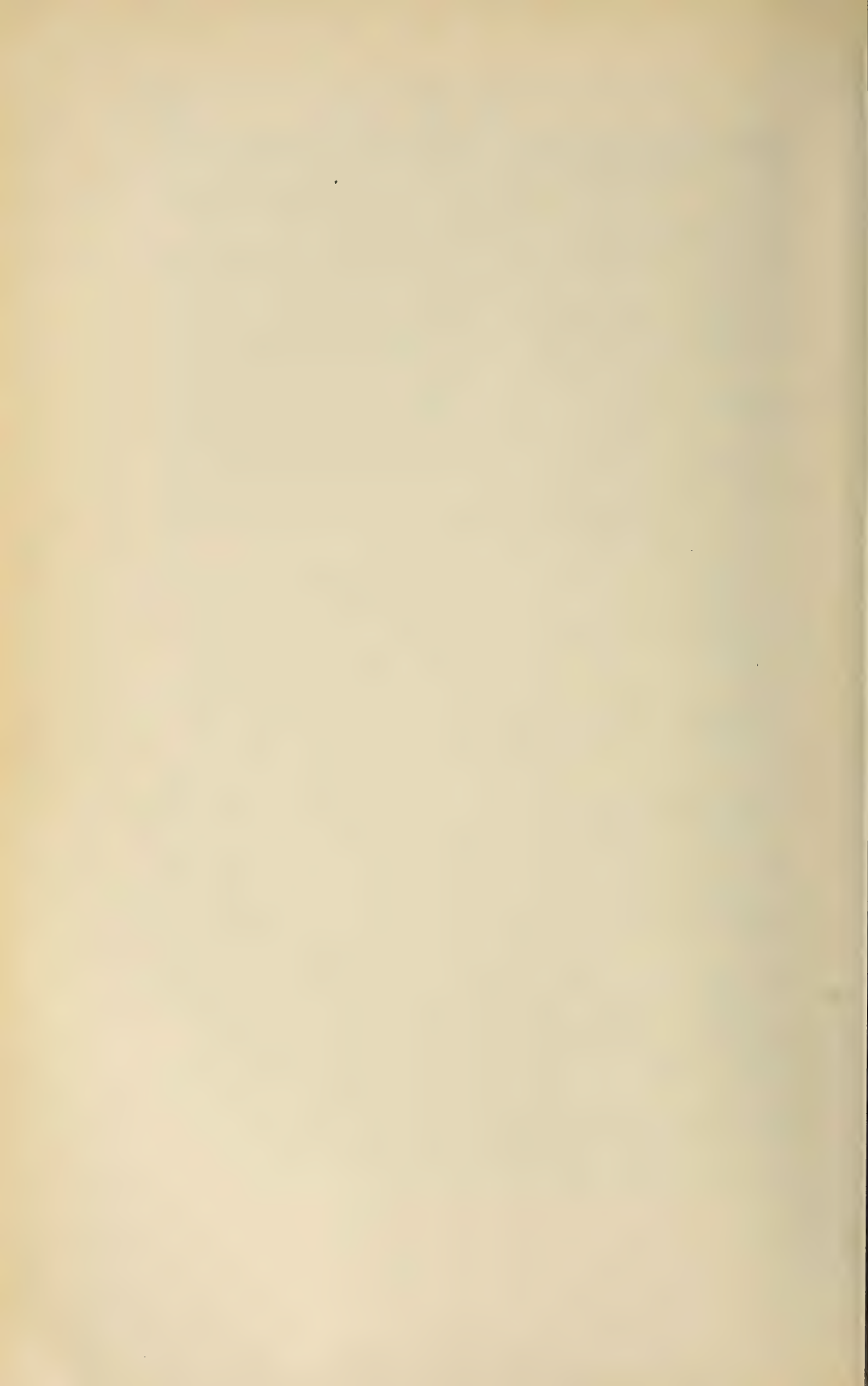
1. The sexual activity of the labile gonochoristic *Hydra attenuata* (Pall.) has been studied over a period of two years. Periods of sexual activity which are separated by irregular intervals occur throughout the year and show a remarkable synchrony. The mechanism releasing gametogenesis is not known, as temperature, feeding conditions and PCO_2 are to be excluded as competent factors.

2. Gametogenesis and budding do not exclude each other, although each sexual period is preceded by a marked decrease of the blastogenic activity.
3. The individual polyp keeps its sex over long periods and, as a rule, transmits it to the asexual offsprings.
4. Spontaneous inversions of the sex occurring in both directions are frequently observed and are mostly not reversible. In rare cases they lead through a short period of true hermaphroditism.
5. Both sexes are represented among hatching individuals. Females reach sexual maturity earlier than males. In the case of asexually produced buds, however, the situation is inverted.

LITERATURVERZEICHNIS

- BACCI, G. 1950. *Alcuni problemi dell'ermafroditismo negli Invertebrati*. Boll. di Zool. 17: suppl. 193-212.
- BRIEN, P. 1962. *Induction gamétique chez les Hydres d'eau douce par la méthode des greffes en parabiose*. C.r. Acad. Sci. (Paris) 255: 1431-1433.
- 1964. *Blastogénèse et gamétogénèse*. In: *l'origine de la lignée germinale*. Herman, Paris.
- et RENIERS-DECOEN, M. 1951. *La gamétogénèse et l'intersexualité chez Hydra attenuata* (Pall). Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 82: 285-327.
- BURNETT, A. L. and DIEHL, N. 1964. *The nervous system of Hydra. III. The initiation of sexuality with special reference to the nervous system*. J. exp. Zool. 157: 237-250.
- GOETSCH, W. 1922. *Hermaphroditismus und Gonochorismus bei Hydrozoen*. Zool. Anz. 54: 6-18.
- 1927. *Die Geschlechtsverhältnisse der Süßwasser-Hydrozoen und ihre experimentelle Beeinflussung*. Roux'Arch. Entwickl. Mech. Org. 111: 173.
- GROSS, J. 1925. *Ueber die Gonadenbildung bei Süßwasserpolyphen auslösenden Bedingungen*. Naturwiss. 26: 73-74.
- KUWABARA, M. 1936. *Beiträge zur Kenntnis der Sexualität von Süßwasser-Hydroiden. I. Die sexuellen Rassen von H. attenuata*. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. IV 5: 95-111.
- LOOMIS, W. F. 1953. *The cultivation of Hydra under controlled conditions*. Science 117: 565-566.
- 1957. *Sexual differentiation in Hydra: Control by Carbon dioxide tension*. Science, 126: 735-739.
- 1959. *The sex gas of Hydra*. Scient. Amer. 200: 145-156.

- NUSSBAUM, M. 1907. *Zur Knospung und Hodenbildung bei Hydra*. Biol. Zbl. 27: 651-652.
- PIRARD, E. 1961. *Induction sexuelle et intersexualité chez une hydre gonochorique (Hydra fusca) par la méthode des greffes*. C.r. Acad. Sci. (Paris) 253: 1997-1999.
- SCHULZE, P. 1932. *Zwitter bei der gonochoristischen Hydra attenuata (Pall.)* P. Schulze. Zool. Anz. 100: 221-223.
- STAGNI, A. 1961. *Osservazioni sui fenotipi sessuali di Chlorohydra viridissima (Pall.)*. Boll. di Zool. 28: 397-411.
- 1963. *Raffronto e rapporti fra blastogenesi, sessualizzazione e tipo di gametogenesi in Chlorohydra viridissima*. Acad. Naz. Lincei Ser. VIII 35: 94-100.
- TARDENT, P. 1966. *Experimente zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei Hydra attenuata pall.* Rev. Suisse Zool. (im Druck).
- WIESE, L. 1953. *Geschlechtsverhältnisse und Geschlechtsbestimmung bei Süßwasserhydroiden*. Zool. Jahrb. Abt. Zool. 64: 55-83.
- WHITNEY, D. D. 1907. *The influence of external factors in causing the development of sexual organs in Hydra viridis*. Roux'Arch. Entwickl. Mech. Org. 24: 524-537.
-



Further Studies on the Cytology and Distribution of the Australian Parthenogenetic Grasshopper, *Moraba virgo* *

by

M. J. D. WHITE

Department of Genetics, University of Melbourne, Australia

with 3 figures

*To Prof. J. Seiler, pioneer investigator
of the cytology of parthenogenesis, on
his 80th birthday.*

1. INTRODUCTION

In a recent paper (WHITE, CHENEY and KEY 1963) the occurrence of an all-female species of grasshopper, *Moraba virgo* Key (*Orthoptera, Eumastacidae, Morabinae*) at three localities in New South Wales has been reported. The cytogenetic mechanism of parthenogenesis in this insect is quite peculiar: a supplementary chromosomal replication occurs in the oocyte before synapsis and is followed by a normal two-division meiosis, with as many bivalents as there are chromosomes in the somatic nuclei. The species is a complex heterozygote for various inversions, fusions and translocations of its chromosomes. Synapsis only occurs between sister

* Supported by Public Health Service Grant GM 07212 from the Division of General Medical Sciences, U.S. National Institutes of Health.

chromosomes resulting from the supplementary replication (which are necessarily molecular copies of one another), so that no multivalents or structurally heterozygous bivalents are formed. The chromosomal heterozygosity of an individual is thus transmitted to all its progeny.

Several further collecting trips in November-December 1962, January-February 1964 and January 1966 have greatly extended our knowledge of the distribution and ecology of the species, and have provided material for some further cytological studies which will be reported here.

2. DISTRIBUTION

The 19 localities at which *Moraba virgo* has been collected are as follows:

- | | |
|--|---|
| 1. 9 miles W. of Boundary Bend, Victoria | 10. 3 miles E. of Worungil Tank, N.S.W. |
| 2. Nowingi, Victoria | 11. 1 mile W. of Caltagena Tank, N.S.W. |
| 3. 0.5 miles S. of Yatpool, Victoria | 12. 1 mile SW of Coonavittra Tank, N.S.W. |
| 4. 15 miles S. of Pooncarie, N.S.W. | 13. 4 miles W. of Cobar, N.S.W. |
| 5. 7 miles E. of Pooncarie, N.S.W. | 14. 3 miles SW of Shuttleton, N.S.W. |
| 6. South Ita Sandhills, N.S.W. | 15. 3 miles E. of Roto, N.S.W. |
| 7. 10 miles S. of Connor's Tank, N.S.W. | 16. 7 miles SE of Mount Hope, N.S.W. |
| 8. 2 miles E. of Little Topar Tank, N.S.W. | 17. 10 miles W. of Mt. Boorithumble, N.S.W. |
| 9. 2 miles E. of Hazelvale, N.S.W. | 18. 5 miles WNW of Euabalong West, N.S.W. |
| | 19. 9 miles WNW of Monia Gap, N.S.W. |

These collecting stations are shown in figure 1, on which the circular symbols are located at the exact point where each collection was made, but are labelled in shortened form, i.e. the locality "9 miles WNW of Monia Gap" is simply labelled "Monia Gap".

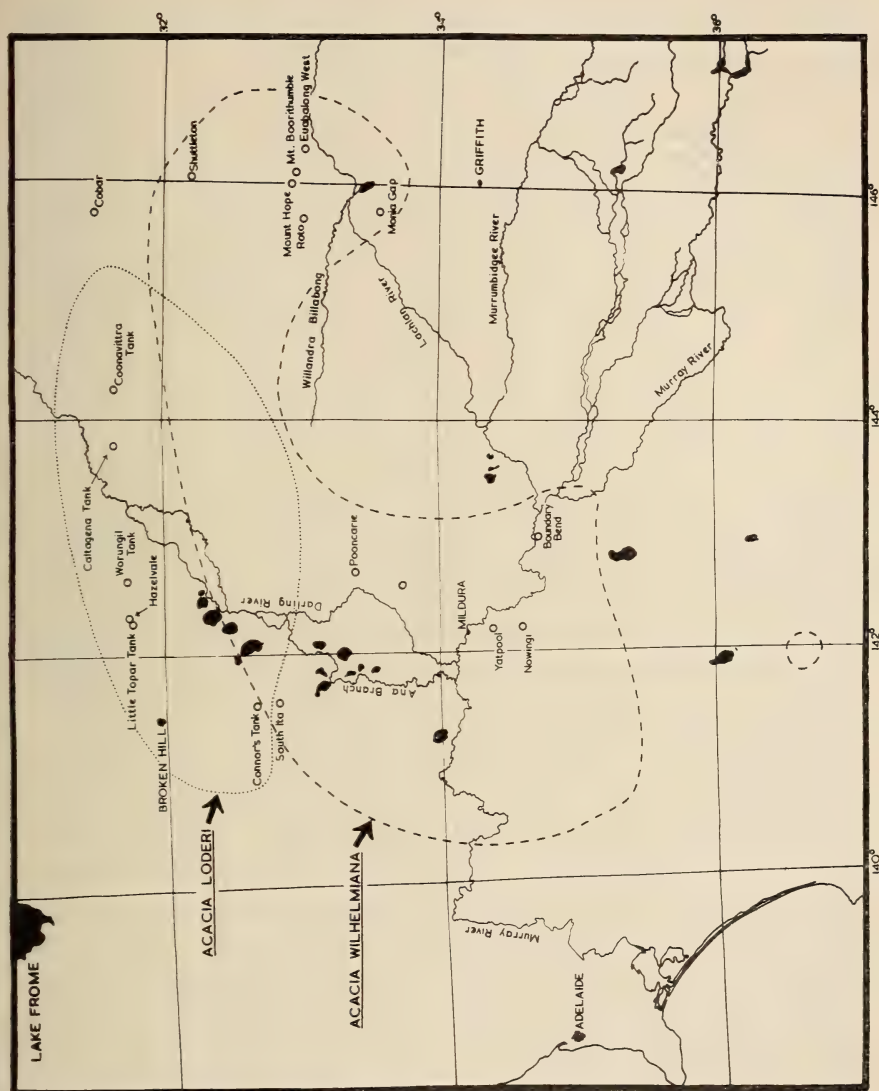


FIG. 1

Map of the region of southeastern Australia in which *Moraba virgo* occurs, showing the localities at which it has been collected. The black areas are lakes, many of which are normally dry. The approximate distribution limits of the two principal food plants, *Acacia wilhelmiana* and *Acacia loderi* are indicated.

Moraba virgo is a wingless species that inhabits shrubs and low trees. In the earlier paper it was only recorded from the rare shrub *Acacia wilhelmiana* F. Muell. We now know that it occurs on several other species of *Acacia* as well. At localities 1, 2, 4, 6, 15, 18 and 19 the insects were found exclusively on *Acacia wilhelmiana*, which was usually the only species of *Acacia* present. At localities 7, 8, 9, 10, 11 and 12 they were collected on *A. loderi* Maiden which is a small tree when mature. At localities 16 and 17 the foodplant was *A. rigens* Cunn. At locality 3 the main foodplant was undoubtedly *A. wilhelmiana*, but some individuals were swept from shrubs of *A. sclerophylla* Lindl. growing nearby. Finally, at locality 13 a large population exists on dense growth of an *Acacia* which varies greatly in leaf shape but all the individuals of which would, according to current taxonomic concepts, be included in *A. aneura* F. Muell. ("Mulga"). In general, it can be said that in the southern part of its range, *M. virgo* feeds on *A. wilhelmiana*, while the more northerly populations live on *A. loderi*, but that throughout its distribution it occasionally occurs on other species of *Acacia*. The area it inhabits is an arid one and its two main food plants are confined to light, alkaline sandy soils. *A. wilhelmiana* is not a common species, i.e. it occurs as isolated colonies usually covering a few hectares. It is a component of the "mallee" vegetation, while *A. loderi* occurs in the Casuarina-Heterodendron Association of Beadle (1948) and in Mulga scrub where it forms almost pure stands in certain areas. The occurrence of *M. virgo* on mulga (*Acacia aneura*) at the Cobar locality, almost certainly outside the ranges of both *A. wilhelmiana* and *A. loderi*, seems anomalous. Hundreds of trees of *A. aneura* further west, in the Broken Hill area, have been examined without *M. virgo* being found on them. But the mulga at the Cobar locality has much less leathery phyllodes than the form of the species which occurs west of the Darling River; it probably falls in the category of "Umbrella Mulga" of EVERIST (1949) and may well belong to a different species.

It seems likely that future collecting will reveal the presence of *M. virgo* in the state of South Australia, on *A. wilhelmiana*. But its range is probably almost limited to the areas (shown in figure 1) within which *A. wilhelmiana* and *A. loderi* occur. There is no reason to believe that it extends widely on mulga to the north or

west of the area shown in figure 1. On the west side of the Flinders Ranges *A. loderi* is replaced by a closely similar species, *A. sowdenii* Maiden, but extensive collecting on that species in several areas has failed to reveal any individuals of *M. virgo*.

The closest relatives of *M. virgo* are apparently two undescribed bisexual species of Morabine grasshoppers known only from arid regions of Western Australia, where they probably feed on *Acacia* spp. There is thus a gap of at least 1400 miles between the known range of *M. virgo* and those of its nearest relatives. None of the species of Morabine grasshoppers known from eastern Australia appear at all closely related to *M. virgo*.

3. CYTOLOGICAL OBSERVATIONS

In the previous paper two different karyotypes were recorded for *Moraba virgo*, one of which (the "Roto karyotype") was present at the Roto and Shuttleton localities, while the other was present at the Monia Gap locality. These karyotypes were studied in aceto-orcein squashes of ovaries from individuals injected with colcemid (CIBA) the day before. The chromosomes in the ovarian follicle cells are generally well spread by this method.

Later observations show that the "Roto karyotype" occurs at all the collecting localities except the ones near Monia Gap and Yatpool. At all these except locality 7 (10 miles S. of Connor's Tank) it seems, on the evidence available, to be the only karyotype present. We may therefore appropriately re-name it the Standard karyotype. Other, variant, karyotypes occur at the Monia Gap and Yatpool localities (where they seem to be found in all members of the population). Finally, at the Connor's Tank locality a single individual was found (out of 5 examined) which showed a third variant karyotype.

The *Standard* karyotype consists of fifteen chromosomes. Our nomenclature for these is in conformity with the one we have used for other species of Morabine grasshoppers (WHITE 1956, 1966; WHITE, CARSON and CHENEY 1964). There is a large pair of "AB" chromosomes with almost exactly equal limbs, a pair of "CD" chromosomes which are distinctly shorter, a pair which are somewhat shorter than the CD's and which we identify as the X-chromo-

somes and nine smaller elements. The CD pair is invariably heterozygous for a rearrangement that appears to be a pericentric inversion. One of the CD chromosomes is a very unequal-armed

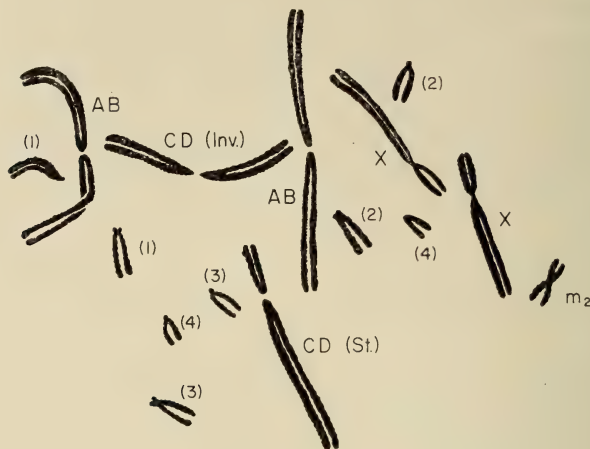


FIG. 2

The Standard karyotype, as shown in a squash preparation of an ovarian follicle cell, following colcemid injection. The individual was from the Worungil Tank locality.

metacentric, while in the case of the other the two limbs are almost exactly equal in length. Since a very large proportion of the species of Morabine grasshoppers (including the two believed to be taxonomically most closely related to *virgo*) have an unequal-armed CD, we have called the unequal armed CD of *virgo* the "Standard" sequence, the equal-armed CD being referred to as having the "Inverted" sequence. Clearly, in this case, the Standard sequence is the original one, the equal-armed condition being derivative. The nine small chromosomes consist of eight acrocentrics, which apparently form 4 pairs of homologues, and a little unpaired meta-centric ("m₂").

We give in Table 1, the lengths of the chromosome arms in the Standard karyotype, expressed as percentages of the total haploid chromosome length (strictly speaking, as percentages of half the diploid length, since we can hardly speak of a haploid complement in view of the presence of the m₂).

TABLE 1

*Mean Lengths of the Chromosome Arms
in the Standard Karyotype ***Chromosome*

AB	16.15 + 16.15 = 32.30
Standard CD . .	17.44 + 5.95 = 23.39
Inverted CD . .	10.91 + 10.91 = 21.82
X	12.58 + 5.62 = 18.20
(1)	6.18 + 1.12 = 7.30
(2)	5.38 + 0.93 = 6.31
(3)	4.77 + 0.72 = 5.50
(4)	4.02 + 0.58 = 4.60
m ₂	3.46 + 2.88 = 6.34

The *Monia Gap* karyotype was fully described in the earlier paper (WHITE, CHENEY and KEY 1963): it differs from the Standard one in that one of the AB chromosomes is dissociated into two acrocentrics and two of the small chromosomes (probably a member of the no. 2 pair and one of the no. 3 pair) are fused to give a metacentric which we have called m₁.

At the *Yatpool* locality all the individuals that have been examined (about 8 altogether) were heterozygous for a translocation between one of the AB chromosomes and one of the smaller elements (no. 2 or no. 3). This has produced two new chromosomes: an acrocentric which we have called A' and an unequal-armed metacentric which we have called B' but which cannot be distinguished from the Standard CD. The *Yatpool* karyotype has 8 small chromosomes (including the unique little metacentric m₂) instead of the usual 9.

In one of five individuals from the *Connor's Tank* locality it was found that $2n = 14$, there being a centric fusion between one of the largest of the small chromosomes (no. 1 or 2) and one of the smallest. There is hence an unequal-armed metacentric (m₃ in figure 3d) in addition to the little m₂ chromosome. The other four individuals from the same locality showed the Standard karyotype. It must remain uncertain for the present whether this "*Connor's Tank* karyotype" occurred in a single individual or is more widely spread. The origin of the *Connor's Tank* karyotype clearly involved the loss

* These figures are the means of three cells photographed and measured. The apparent difference in overall length between the Standard and Inverted CD chromosomes is probably not significant.

of some minute proximal regions from two chromosomes. The Yatpool karyotype, on the other hand, must have arisen by a simple

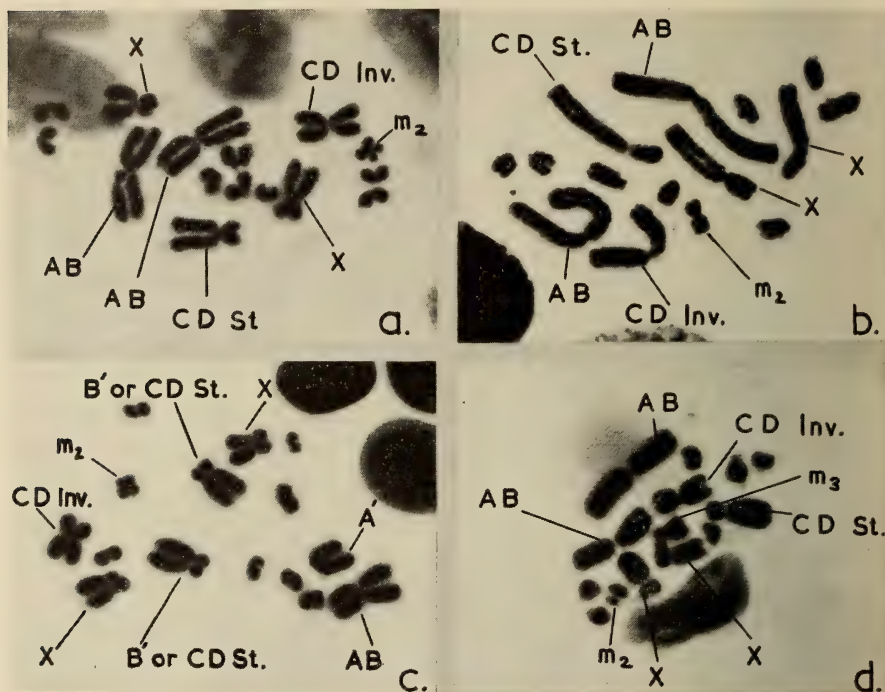


FIG. 3

Photographs of various karyotypes in *Moraba virgo*. *a* and *b*, the Standard karyotype in Worungil Tank material, showing different degrees of the colcemid effect, in ovarian follicle cells. *c*, the Yatpool karyotype, *d*, the karyotype found in a single individual at the Connor's Tank locality.

mutual translocation, without any loss of material. And the most plausible origin for the Monia Gap karyotype would be a 3-break rearrangement, without any loss of material, producing a simultaneous dissociation and fusion.

4. DISCUSSION

Moraba virgo must be assumed to have been derived from a bisexual species with $2n♀ = 18$, the "primitive" Morabine

karyotype which is, incidentally, present in the two Western Australian species believed to be most closely related to it. We therefore have to explain how the chromosome number has been reduced from 18 to 15 elements in the phylogeny of *M. virgo*.

The two Western Australian relatives of *M. virgo* are both XO(δ) species with $2n\delta = 17$ (and hence $2n\phi = 18$). Their karyotypes, which are virtually indistinguishable, comprise a pair of AB chromosomes, a pair of CD chromosomes, an X chromosome and six pairs of small acrocentric autosomes. Only one individual of each has been examined cytologically, but no structural heterozygosity was encountered.

It was suggested in the earlier paper that the little m_2 chromosome might have arisen by a fusion between two small non-homologous autosomes, and that the unfused homologues of its two arms might have suffered deletion from the karyotype. This suggestion, which would formally account for the reduction of the chromosome number from 18 to 15, seems rather unlikely on general grounds and a study of the two Western Australian species at once suggests another possibility.

The X chromosome of *Moraba virgo* is an unequal-armed metacentric whose length is about 18% of the total haploid chromosome length. The two Western Australian species both have rather short acrocentric X-chromosomes whose length probably does not exceed 10% of the total chromosome length. This at once suggests that the X-chromosome of *M. virgo* is a fusion chromosome, the short limb of which is of autosomal origin. If so, the immediate ancestor of *virgo* would have been a neo-XY species or population (probably now extinct) with $2n\delta\phi = 16$. Another possibility would seem to be that the "missing" pair of small autosomes has somehow become incorporated in the CD pair. This seems unlikely because (1) the CD is almost always a metacentric in Morabine grasshoppers and therefore unlikely to undergo centric fusion and (2) there seems to be no large scale discrepancy between the relative length of the CD in *virgo* and its relatives, such as exists in the case of the X. Since *virgo* is homozygous for the postulated X-autosome fusion this presumably arose in "bisexual times", before the establishment of thelytoky as the normal mode of reproduction.

The inversion in the CD pair could, theoretically, have established itself before or after the origin of thelytoky. The fact that

it is present in every individual of *M. virgo* is *prima facie* evidence for it having arisen before the thelytokous mode of reproduction. On the other hand it is possible that it arose later and that the lineage homozygous for the original sequence has become extinct.

There are two possibilities with regard to the origin of the little m_2 chromosome. On the one hand, it may have arisen by fusion between two non-homologous chromosomes. If so, it would be essentially homologous to the two smallest members of the Standard karyotype, which would not constitute a pair, in spite of the fact that they appear indistinguishable in length. On the other hand, it may have arisen by a fusion between the two members of a pair of homologues.

The two limbs of the m_2 are significantly different in length [ratio about 0.55:0.45]. Their total length is quite significantly less than the sum of the lengths of the two smallest elements of the Standard karyotype. The latter fact seems to argue against the first hypothesis and in favour of a fusion between two homologous chromosomes; the first hypothesis would involve deletion of a significant proximal segment from both the chromosomes that underwent fusion, which seems unlikely. The second hypothesis would also require deletion of some genetic material, but this could be mainly from one of the fusing elements.

The little m_2 chromosome could not have been inherited in a regular manner in "bisexual times". This statement is true, regardless of whether it arose by fusion between non-homologous or homologous chromosomes. In the former case it is fairly unlikely that its two limbs would each have formed a chiasma with complete regularity; and there is the further problem of the regularity of orientation of such a small trivalent.

There are hence two alternatives: (1) that the m_2 chromosome has arisen since the origin of the thelytokous mode of reproduction, (2) that it did, in fact, exist in bisexual times, but imposed a considerable segregational load on the population (in the form of inviable aneuploid individuals).

In any case, it seems likely that the peculiar type of thelytokous reproduction found in *M. virgo* arose by a mutation which gave rise to the supplementary premeiotic chromosomal replication. The mutation may have proved adaptive if it arose in a population which was characterized by heterotic polymorphism, i.e. one carrying

a considerable genetic load, in the form of adaptively inferior homozygotes. By abolishing segregation the mutation would have led to an immediate shedding of the genetic load. The fact that long-term adaptability would have been sacrificed, to a considerable extent, would have been of less immediate consequence. Whether the postulated genetic load was mainly due to the inversion system in the CD chromosome, to the little m_2 element, or to genic heterozygosity not associated with any chromosomal rearrangements, cannot be determined at present.

In a species with the type of chromosome cycle found in *Moraba virgo*, various types of chromosomal rearrangements that would stand little or no chance of evolutionary success in a bisexual species might be expected to establish themselves. There should be only two "mechanical" barriers to the establishment of chromosomal rearrangements in *M. virgo*. In the first place chromosomes incapable of passing regularly through the somatic mitotic cycle (i.e. acentrics, dicentrics and rings) will be eliminated. And, in the second place, every "rearranged" chromosome has to be capable of regularly forming at least one chiasma at meiosis. These restrictions should not affect inversions, whether paracentric or pericentric; and many types of translocations should, theoretically, be capable of establishing themselves in the karyotype.

There is now plenty of evidence for the occurrence of chromosomal rearrangements at a fairly high frequency in grasshopper populations (as distinct from their successful *establishment* in the species). A number of rearrangements (mostly translocations) have been described in single individuals of *Keyacris* (formerly *Moraba*) *scurra* (WHITE 1956, 1961a, 1963) and *Trimerotropis gracilis* (WHITE 1961b). They have also been described in *Chorthippus* spp. (COLEMAN 1947, LEWIS and JOHN 1963, JOHN and HEWITT 1963), and in *Gesonula punctifrons* (SARKAR 1955). All these rearrangements were presumably unique ones, present in the germ line of a single individual and not encountered again in the population. It has been estimated (WHITE 1964) that in natural populations of *Keyacris scurra* about one individual in 750 carries a viable, cytologically visible, newly-arisen rearrangement. There seems no reason to suppose that the frequency of such rearrangements would be any lower in *M. virgo*.

Thus, even on the conservative estimate that there may be 10,000 individuals of *M. virgo* per generation and that the species

has been in existence for 1000 years (i.e. generations), well over 10,000 viable and visible rearrangements would have occurred in the germ line. It is far more probable that the species is of much greater antiquity and that its population size may have been considerably over 10,000, at least in the past. If so, the number of rearrangements that have occurred in *M. virgo* since it adopted its thelytokous mode of reproduction may well have been 10^5 , 10^6 or even higher. Out of all these, we have only been able to find 3 or 4 (if we count the fusion and the dissociation in the Monia Gap karyotype as "separate" rearrangements). It is, of course, probable that further collecting would reveal additional colonies like the Yatpool and Monia Gap ones, with new and unique arrangements. But even so, the conclusion is inescapable that only a minute fraction of the rearrangements that have occurred have survived the sieve of natural selection.

It would therefore seem clear that deleterious position effects must account for the elimination from the population of the overwhelming majority of spontaneous rearrangements. It certainly seems significant that all the chromosome breaks responsible for the rearrangements in the Monia Gap, Yatpool and Connor's Tank karyotypes seem to be close to the centromeres. They consequently gave rise to fusions, dissociations or translocations of whole arms. The absence of pericentric inversions (except for the one in the CD, which presumably arose before the origin of thelytoky in *M. virgo*) is perhaps the most unexpected feature of the cytogenetics of the species, and the one which points most strongly to the near-universality of deleterious position effects of rearrangements.

No male individual of *M. virgo* has been encountered. The only way in which such an individual could be expected to arise would be as a result of the loss, by non-disjunction, of one X from the karyotype. In view of the probability that the X of *M. virgo* is a fusion-X, it is quite possible that XO individuals would be inviable at an early stage of development.

Seiler (1961) has been concerned with the origin of thelytokous reproduction in species of Lepidoptera inhabiting the mountainous regions of central Europe, heavily glaciated in recent times. The area of the world's surface occupied by *Moraba virgo* is widely different — a level arid plain covered by a semi-desert sclerophyllous vegetation composed of a great variety of shrubs and small trees.

Yet climatic changes must have occurred in this region also during the glacial epoch. It seems likely that even 10,000 years ago the area suitable for occupation of *M. virgo* (or its ancestors) would have been considerably to the north or northwest of its existing position. It is thus not improbable that the present gap between the ranges of *M. virgo* and its western relatives is due to a displacement south-eastward of the mallee and Casuarina-Heterodendron Association from a position much nearer Central Australia.

By comparison with many bisexual thamnophilous species of Morabine grasshoppers, *M. virgo* lives on a limited range of food-plants, since there is no evidence that it normally feeds on any of the species of *Dodonaea*, *Melaleuca* or *Olearia* which grow in the localities where it occurs and which furnish food for other Morabine species. The limited diet of *M. virgo* may be regarded as an indication of restricted adaptability due to lack of genetic recombination.

5. ACKNOWLEDGEMENTS

The author's thanks are due to Mrs. J. Cheney, who made all the ovarian preparations used in this work. Assistance in collecting the insects were provided by Miss Jean Noades, Dr. Margaret Kalk and members of the author's family. Mr. A. B. Court (Melbourne Herbarium) identified specimens of food-plants. The two species from Western Australia which are believed to be related to *M. virgo* were collected by Mr. L. J. Chinnick (Division of Entomology, C.S.I.R.O.) and Mr. J. H. Calaby (Division of Wildlife Research, C.S.I.R.O.).

SUMMARY

The parthenogenetic eumastacid grasshopper *Moraba virgo* occurs throughout a wide area of southeastern Australia, where it feeds on several species of *Acacia*. No males have been encountered and reproduction is exclusively thelytokous. The Standard karyotype shows $2n = 15$, with a single small metacentric chromosome. The second largest chromosome pair is always heterozygous for a pericentric inversion. Several karyotypes with additional fusions, dissociations and translocations occur at single localities.

The chromosome number in the oocyte is doubled before the beginning of the maturation divisions and synapsis is restricted to sister chromosomes so that 15 structurally homozygous bivalents are formed. There are two meiotic divisions in the egg. This mechanism ensures the perpetuation of the heterozygous constitution. Comparison with related species suggests that *M. virgo* has been derived from a species with $2n\varphi = 18$, following a fusion between the X and a small autosome and a second fusion between autosomes which gave rise to the small metacentric element.

ZUSAMMENFASSUNG

Die parthenogenetische Heuschrecke *Moraba virgo* (Fam. *Eumastacidae*) ist über einen grossen Teil von Süd-Ost Australien verbreitet, wo sie sich von verschiedenen *Acacia*-Arten ernährt. Männliche Tiere wurden nicht gefunden, die Fortpflanzung ist rein thelytok. Der verbreitetste Karyotyp hat $2n = 15$, darunter ein kleines unpaares metazentrisches Chromosom. Das zweitgrösste Chromosomenpaar ist immer heterozygot für eine perizentrische Inversion. An einigen Fundorten fanden sich mehrere Karyotypen mit zusätzlichen Chromosomenverbindungen, Chromosomentrennungen und Translokationen. Die Chromosomenzahl verdoppelt sich in der Oozyte vor Beginn der Reifungsteilungen. Da Synapsis nur zwischen Schwesterchromosomen stattfindet, werden 15 Bivalenten gebildet, die strukturhomozygot sind. Im Ei finden zwei meiotische Teilungen statt. Dieses Verhalten sichert das Fortbestehen der Heterozygotie. Ein Vergleich mit verwandten Arten legt den Gedanken nahe, dass *M. virgo* aus einer Art mit $2n\varphi = 18$ entstanden ist, und zwar infolge einer Fusion des X-Chromosoms mit einem kleinen Autosome sowie einer zweiten Fusion von Autosomen, die zu dem kleinen metazentrischen Chromosom führte.

CONCLUSIONS

La sauterelle parthénogénétique *Moraba virgo* (*Eumastacidae*) a été trouvée dans une région étendue du sud-est de l'Australie, où elle vit sur diverses espèces d'*Acacia*. Le mâle est inconnu et la

reproduction strictement thélytoque. Le caryotype "Standard" a $2n = 15$, le nombre impair étant dû à la présence d'un petit chromosome métacentrique. La seconde paire de chromosomes est toujours hétérozygote pour une inversion péricentrique. Plusieurs caryotypes avec d'autres fusions, fissions et translocations chromosomiques ont été trouvés dans des localités isolées. Le nombre chromosomique est doublé avant le commencement de la maturation et la synapse a lieu uniquement entre chromosomes-sœurs; 15 bivalents structurellement homozygotes sont formés par l'appariement des 30 chromosomes. Il y a deux divisions de maturation dans l'oocyte. Ce mécanisme réalise la perpétuation de la constitution hétérozygote. Une comparaison avec des espèces voisines suggère que *M. virgo* dérive d'une souche avec $2n_{\text{♀}} = 18$, par une fusion du chromosome X avec un petit autosome et une deuxième fusion qui a donné lieu au petit chromosome métacentrique.

REFERENCES

- BEADLE, N. C. W. 1948. *The Vegetation and Pastures of Western New South Wales with Special Reference to Soil Erosion*. 281 pp. (Govt. Printer: Sydney).
- COLEMAN, L. C. 1947. *Chromosome abnormalities in an individual of Chorthippus longicornis (Acrididae)*. Genetics 32: 435-447.
- EVERIST, S. L. 1949. *Mulga (Acacia aneura F. Muell.) in Queensland*. Queensland J. Agr. Sci. 6: 87-139.
- JOHN, B. and HEWITT, G. M. 1963. *A spontaneous interchange in Chorthippus brunneus with extensive chiasma formation in an interstitial segment*. Chromosoma 14: 638-650.
- LEWIS, K. R. and JOHN, B. 1963. *Spontaneous interchange in Chorthippus brunneus*. Chromosoma 14: 618-637.
- SARKAR, I. 1955. *A translocation heterozygote in the grasshopper Gesonula punctifrons*. J. Hered. 96: 157-160.
- SEILER, J. 1961. *Untersuchungen über die Entstehung der Parthenogenese bei Solenobia triquetrella F.R. (Lepidoptera, Psychidae)*. III. Z. Vererbungsl. 92: 261-316.
- WHITE, M. J. D. 1956. *Adaptive chromosomal polymorphism in an Australian grasshopper*. Evolution 10: 298-313.
- 1961a. *Cytogenetics of the grasshopper Moraba scurra. VI. A spontaneous pericentric inversion*. Austral. J. Zool. 9: 784-790.

- WHITE, M. J. D. 1961b. *The role of chromosomal translocations in urodele evolution and speciation in the light of work on grasshoppers*. Amer. Nat. 95: 315-321.
- 1963. *Cytogenetics of the grasshopper Moraba scurra. VIII. A complex spontaneous translocation*. Chromosoma 14: 140-145.
- 1964. *Principles of karyotype evolution in animals*. Proc. XI. Intern. Congr. Genet. Vol. 2: 391-397.
- 1966. *Cytogenetics of the cultrata group of Morabine grasshoppers. I. A group of species with XY and X_1X_2Y sex chromosome mechanisms*. Austral. J. Zool. 4 (in press).
- , CARSON, H. L. and CHENEY, J. 1964. *Chromosomal races in the Australian grasshopper Moraba viatica in a zone of geographic overlap*. Evolution 18: 417-429.
- , CHENEY, J. and KEY, K. H. L. 1963. *A parthenogenetic species of grasshopper with complex structural heterozygosity (Orthoptera: Acridoidea)*. Austral. J. Zool. 11: 1-19.
-

*Dem Schweizerischen Schulrat danken wir für die finanzielle
Unterstützung bei der Herausgabe dieses Sonderheftes*

N° 14.	KIECHLE, Herbert und Hans BUCHNER. Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: V. <i>Dimorphismus und Bisexualität bei Asplanchna</i> . Mit 4 Textabbildungen	283-300
N° 15.	MISLIN, H. Experimenteller Nachweis der Beeinflussung des Elektrokardiogramms (EKG) dekapoder Krebse (<i>Astacus fluviatilis</i> F., <i>Astacus leptodactylus</i> E., <i>Carcinus maenas</i> L.) durch optische Reize (<i>Optocardialer Hemmreflex</i>). Mit 9 Textabbildungen	301-312
N° 16.	SAUTER, Willi. Was ist <i>Grapholita charanneana</i> de la Harpe 1858 (<i>Lep. Tortricidae</i>) ? Mit 1 Textabbildung und 1 Tafel	313-320
N° 17.	STEINER, Hans. Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen. Kreuzungs ergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der <i>Spermestidae</i> . Mit 3 Abbildungen im Text	321-338
N° 18.	STERN, Curt. Pigmentation Mosaicism in Intersexes of <i>Drosophila</i> . With 5 figures	339-356
N° 19.	TARDENT, Pierre. Zur Sexualbiologie von <i>Hydra attenuata</i> (Pall). Mit 8 Textabbildungen	357-382
N° 20.	WHITE, M.J.D. Further Studies on the Cytology and Distribution of the Australian Parthenogenetic Grasshopper, <i>Moraba virgo</i> . With 3 figures	383-398

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.—
Fasc. 3.	ARAIKNÉES par R. DE LESSERT	» 42.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 38.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCEPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.—
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches. Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

590.54 94

X

Tome 73

Fascicule 3 (Nos 21-40)

Septembre 1966

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT

fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

VILLY AELLEN

Sous-Directeur

HERMANN GISIN

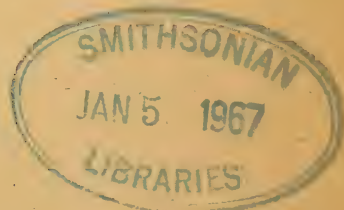
Conservateur principal

et

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1966



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 73. En cours de publication

Fascicule 1.

	Pages
N° 1. AEBLI, Heinrich. Rassenunterschiede in Bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei <i>Rana temporaria</i> in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). Mit 6 Abbildungen und 10 Tabellen	1-36
N° 2. DUBOIS, Georges. Un Néodiplostome (Trematoda: Diplostomatidae) chez le Tamarin <i>Leontocebus nigricollis</i> (Spix). Avec 3 figures dans le texte	37-42
N° 3. GALLERA, J. et C. DICENTA. Renversement de l'axe dorso-ventral du nœud de Hensen dans la ligne primitive de l'embryon de Poulet. Avec 6 figures dans le texte	43-54
N° 4. HAUSERMANN, Walter. Untersuchungen zur Variabilität der Sex Ratio von <i>Planococcus citri</i> (Risso) (<i>Coccoidea: Homoptera</i>)	55-112
N° 5. PILLERI, G. Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins <i>Plantanista gangetica</i> . Mit 2 Textfiguren und 3 Tafeln	113-118
N° 6. AELLEN, V. Notes sur <i>Tadarida teniotis</i> (Raf.) (Mammalia, Chiroptera) — I. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. Avec 5 figures dans le texte et 1 planche hors-texte	119-160
N° 7. PILLERI, G. Note on the brain anatomy of the humpback whale, <i>Megaptera novaengliae</i> . With 2 figures in the text and 3 plates	161-165

Fascicule 2.

ULRICH, Hans. Jakob Seiler zum 80. Geburtstag. Sein wissenschaftliches Werk	167-184
N° 8. BOURGOGNE, Jean. Un Eumeta nouveau de l'Angola (<i>Lep. Psychidae</i>). Avec 11 figures dans le texte	185-192
N° 9. BOVEY, Paul. Le problème des formes orange chez <i>Zygaena ephialtes</i> (L.). Avec 1 planche en couleurs hors texte	193-218
N° 10. CHEN, P. S., F. HANIMANN und C. ROEDER-GUANELLA. Phosphatester der Aminosäuren Serin und Tyrosin sowie des Äthanolamins in <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 4 Textabbildungen	219-228
N° 11. GLOOR, H. und H. R. KOBEL. <i>Antennapedia</i> (ss <i>A^{np}</i>), eine homeotische Mutante bei <i>Drosophila hydei</i> Sturtevant. Mit 4 Textfiguren und 1 Tafel	229-252
N° 12. HADORN, Ernst. Über eine Änderung musterbestimmender Qualitäten in einer Blastemkultur von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	253-266
N° 13. HALKKA, Ritva and Olli HALKKA. Periodomorphosis of Intersexual Individuals in the Diplopod <i>Schizophyllum sabulosum</i> (L.). With 12 text figures	267-282

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 105 —

Union postale Fr. 110.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

COMMUNICATIONS

FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE A LAUSANNE LES 12 ET 13 MARS 1966

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN LAUSANNE DEN 12. UND 13. MÄRZ 1966

Communications publiées ailleurs :

Werden an anderem Orte veröffentlicht :

P. S. Chen. Morphogenetische Bedeutung der Hämolymphe-Proteine bei *Phormia regina*.

T. Freyvogel. Movement of plasmodial ookinetes and sporozoites. Paraître dans ACTA TROPICA.

N^o 21. **A. Krämer**, Zürich. — Sichtmarkierung bei Gemsen und andern einheimischen Huftieren.

Zoologisches Museum der Universität Zürich, Direktor: Prof. Dr. H. Burla.

Im Rahmen einer Dissertation über Sozialverhalten und Sozialstruktur einer Gemspopulation des Berner Oberlandes¹ wurden im eidgenössischen Bannbezirk Augstmatthorn in den Jahren 1964 und 1965 37 Gemsen derart markiert, dass sie auf Distanz individuell kenntlich waren². In der vorliegenden Arbeit sollen vor allem die bisherigen Erfahrungen bezüglich Haltbarkeit und Sichtbarkeit der verwendeten Marken mitgeteilt werden³ (für allgemeine Fragen und Begründung der Sichtmarkierung vgl. etwa SCHLOETH 1964, SCHLOETH 1962, TABER und COWAN 1963). Freundlicherweise erklärten sich Dr. R. Schloeth und F. Kurt bereit, mir einige Angaben über die Markierung von Hirschen und Rehen zu überlassen, wofür ihnen auch hier bestens gedankt sei. Im folgenden stammen alle Daten über Hirsche von SCHLOETH (briefl.) und jene über Rehe von KURT (mündl.).

BEHANDLUNG DER GEFANGENEN TIERE

Von den in Kastenfallen gefangenen Gemsen wurden 25 ohne fremde Mithilfe markiert. Da das Anbringen der Marken widerstandslose Tiere erforderte, benutzte ich dabei folgende Methoden:

- a) 3 Gemsen (Kitze): keine besonderen Hilfsmittel
- b) 3 Gemsen: Läufe gefesselt

¹ Die Dissertation steht unter der Leitung von Prof. Dr. H. Burla, Direktor des Zoologischen Museums der Universität Zürich, und wurde ausgeführt mit Unterstützung der Schweizerischen Stiftung für alpine Forschungen, des Schweizerischen Vereins zur Förderung des World Wildlife Fund und des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

² Die Forstdirektion des Kantons Bern ermöglichte die Arbeit durch Ausstellung einer Fangbewilligung und förderte sie durch Einsatz von Wildhütern und Überlassung von Mobiliar.

³ Über den Einfang wird in einer separaten Arbeit berichtet werden (KLINGLER und KRÄMER, in Vorbereitung).

- c) 8 Gemen: Injektion eines Immobilisationsmittels
(vgl. KLINGLER und KRÄMER, in Vorbereitung)
- d) 11 Gemen: Augen abgedeckt

Bei c) besteht die Gefahr der Überdosierung (1, eventuell 2 Verluste), während die Methoden b) und d) gleich gut geeignet, aber ebenfalls nicht gefahrlos sind: ein gefesselter Jahrtier blieb nach der Befreiung noch 45 Minuten reaktionslos liegen, und ein „geblendeter“ Jungbock war nachher auf den Hinterläufen gelähmt (partielle Katalepsie, die wahrscheinlich zum Tode führte). Für das Abdecken der Augen wurde aus Plasticbechern und Schaumgummi eine spezielle Brille konstruiert, die Krucken und Ohren für die Markierung freiließ. Am besten wird das auf diese Weise apathisch gemachte Tier stehend behandelt, um die Gefahr einer Katalepsie zu vermindern.

Eine grosse Zahl von Hirschkühen wurde in der Falle von zwei bis drei Helfern festgehalten und von einem Einzelnen markiert. Dabei gab es nie Verluste, die auf Schock oder Gewaltanwendung zurückzuführen waren. Stiere hielt man von aussen mit Stricken fest und markierte sie, ohne die Falle zu betreten (vgl. auch SCHLOETH 1961). 5 Rehe, die durch 12 Treiber in eine Falle gedrückt wurden, nahmen keinen Schaden.

FOLGEN DES EINFANGS

Entgegen der bisherigen Praxis wurden im Jahre 1964 drei trüchtige Gernsgeissen markiert; eine davon erhielt eine Injektion von Nikotinsalicylat. Alle drei setzten ein gesundes Kitz.

	<i>immobilisiert</i>	<i>markiert</i>	<i>mit Kitz beobachtet</i>	<i>Differenz Tage</i>
1. Geiss	—	13.5.	3.6.	21
2. Geiss	—	25.5.	15.7.	51
3. Geiss	+	23.6.	3.7.	10

Bei gleichzeitiger Markierung von Geiss und Kitz lässt es sich kaum vermeiden, dass sich die beiden anschliessend aus den Augen verlieren. In zwei Fällen (2.7. und 14.7.1964) waren Mutter und

Kind nach einigen Tagen wieder zusammen, doch war das eine Kitz mindestens am Tag nach der Freilassung noch allein, nachdem es einer fremden Geiss gefolgt war. Im dritten Fall (17.9.1965) blieben Mutter und Kind jedoch getrennt: nach 3 Monaten hatten sie sich noch nicht wieder vereinigt.

Von etwa 130 Rehkitzen, die zur Zeit der Heuernte markiert worden waren, blieben 2 oder 3 verwaist, während alle übrigen nach wenigen Minuten von der Mutter wieder angenommen wurden.

MARKIERUNG

1. *Natürliche Marken.*

In jeder Wildtierpopulation tritt ein gewisser Prozentsatz von Tieren auf, die auf Grund bleibender körperlicher Merkmale jederzeit eindeutig identifizierbar sind. Am brauchbarsten ist diese Erkennungsmethode für Beobachter, die ihr Gebiet gut kennen und häufig besuchen, während sich die Beobachtungsmeldungen anderer Personen kaum verwerten lassen. Bei den untersuchten Arten wurden brauchbare individuelle Merkmale in folgender Häufigkeit gefunden: Gemse ca. 4% (Kruckendeformationen, Ohr- und Gliedmassenverletzungen), Hirsch < 1% (Teilalbinismus, Verletzungen, abnorme Geweihstangen; Ohrverletzungen sind relativ häufig und deshalb für mehrere Beobachter nicht brauchbar), Reh ca. 8% (Narben, Gang, Blindheit, Aktinomykose, Geissen mit Rosenstöcken; kaum Ohrverletzungen).

2. *Künstliche Marken.*

Huftiere lassen sich am leichtesten mit Ohrmarken aus Metall kennzeichnen (vgl. TABER und COWAN 1963). In der Schweiz wurden bis jetzt zwei Typen erprobt:

- a) „Supercrotal Hauptner“ (U-förmige Viehohrmarken). Das im Handel erhältliche Modell ist für Gemen etwas zu gross.
- b) Fabrikat Froidevaux (beidseitig rundes Plättchen von 17 mm Durchmesser). Die Befestigung erfolgt wie im Fall a) mit einer Spezialzange, ist aber kompliziert und zeitraubend.

Zur Identifizierung auf Distanz wurden an den Ohrmarken farbige Plasticbänder befestigt. Als bestes Material erwies sich plasticbeschichtetes Nylongewebe („Saflags“) der Firma Safety Flag Co. of America, Pawtucket, R.I., das zur Verstärkung noch auf Leder aufgenäht werden sollte. Für Gemen wurde als geeignete Grösse etwa 9×2 cm gefunden.

Hirschkühe wurden ausserdem mit farbigen Halsbändern gekennzeichnet (SCHLOETH, KLINGLER und BURCKHARDT 1960).

Bei Gemen dienten auch die Krucken zur Markierung: sie wurden mit Kunstharzlack bemalt („Herbol pastös“, „Glemadur tropffrei“) oder mit farbigem Selbstklebeband umwickelt („Mystic“ = plasticbeschichtetes Gewebe).

3. *Störung der Tiere durch die Markierung.*

Eine mit Plasticbändern an den Ohren markierte Gemse schüttelt in den ersten Tagen nach der Freilassung auffallend häufig den Kopf, verhält sich aber sonst normal. Vermutlich locken die Bänder aber auch später vermehrt Insekten an, denn noch nach vielen Monaten ist ein gegenüber unmarkierten Tieren gehäuftes Lauscherflickern zu beobachten.

Die übrigen Tiere der Population können am Anfang ein deutliches Interesse für die auffälligen Marken zeigen.

3.7.1964: Mehrere Kitze nähern sich interessiert dem gestern markierten, noch mutterlosen Bockkitz Nr. 8, betrachten und beriechen die Plasticbänder.

Eine adulte Geiss nähert sich dem äsenden Kitz, läuft ihm, da es ausweicht, zweimal nach und attackiert es einmal kurz mit den Krucken.

Im Verlauf des ersten Markierungssommers gewöhnte sich aber die Population offensichtlich an das Auftreten von gezeichneten Artgenossen, sodass Kontakte wie die beschriebenen kaum mehr beobachtet werden konnten. Ein schwacher Einfluss der Markierung auf das Vergesellschaftungsmuster ist möglich, lässt sich aber kaum nachweisen.

4. *Sichtbarkeit.*

Eine brauchbare Sichtmarkierung sollte in offenem Gelände und bei günstiger Beleuchtung mit einem Fernrohr 15-60 \times auf etwa 1500-2000 m ablesbar sein. Farbige Ohrmarken aus Metall erfüllen diese Forderung nicht. Mit Plasticbändern wurden folgende Erfahrungen gemacht: die erhältlichen Farben eignen sich etwa in der abnehmenden Reihenfolge von Orange, Rot, Grün, Weiss, Gelb, Blau, Schwarz. Für Kombinationen sollten auffällige Kontrastfarben gewählt werden (Blau-Grün und Gelb-Grün sind ungeeignet).

Bei Gensen erwies sich eine Kombination von Plasticbändern und Kruckenbemalung als günstig. Plasticbänder lassen nämlich dank der veränderten Silhouette leicht ein Tier als markiertes Individuum erkennen, sind aber manchmal schwierig abzulesen, während Kruckenfalten allein häufig übersehen werden, besonders bei ungünstiger Beleuchtung. Die besten Resultate ergaben helle, kontrastreiche Kruckenfalten, die zusammen mit den Farben der Plasticbänder nach einem Schlüssel kombiniert wurden.

Bei der Hirschmarkierung zeigte es sich erwartungsgemäss, dass kontrastreiche Halsbänder besser sichtbar sind als Ohrbänder.

5. *Haltbarkeit.*

„Supercrotal“-Ohrmarken halten im Durchschnitt dreimal länger als die runden Doppelscheiben: Hirsche verloren innert 5 Jahren von den ersteren < 10%, von den letzteren etwa 30%. Das erwähnte Plasticmaterial hält, auf Leder aufgenäht, ungefähr 5 Jahre; ohne Lederunterlage franst es je nach Abnützung nach 1-3 Jahren aus. Gensen, die sich häufig im Wald aufhalten und dadurch viel Gelegenheit haben, an Tannästen zu hornen, reissen sich die ganze Ohrmarkierung leichter ab als Grattiere. Die gleiche Beziehung besteht auch für die Erhaltung der Kruckenbemalung. Hier wird die Farbe vor allem basal abgescheuert (vgl. Pechbelag!), während sie am distalen Hornteil, besonders an der Aussen- und Hinterseite der Krucke inklusive Haken, am längsten sichtbar bleibt. Die farbigen Selbstklebebänder waren nach 1½ Jahren noch erhalten, doch waren die Farben durch Verschmutzung der rauen Oberfläche abgestumpft; aus diesem Grund eignen sich nur die Farben Weiss und Gelb. Die Lebensdauer der Hirschhalsbänder

ist durch das Plasticmaterial auf etwa 5 Jahre beschränkt, und es kommt gelegentlich auch vor, dass noch gut erhaltene Bänder schon früher abgestreift werden.

Nach 1 Jahr traten bei den Gemarken folgende Verluste auf:

	<i>angebracht</i>	<i>davon verloren</i>
Metallohrmarken (Froidevaux) . . .	38	2
Plasticbänder an den Ohren („Saflags“) . . .	24	1
Kruckenbemalung (Kunstharzlack) . . .	11	—
Selbstklebeband	3	—

Rehe hatten nach 1 Jahr 3% der Ohrmarken verloren.

6. Markierungs- und Wiederbeobachtungsraten.

Bei allen drei besprochenen Arten wurde versucht, in einem bestimmten Gebiet einen möglichst grossen Prozentsatz der Population zu markieren. Die angewandten Fangmethoden (vor allem permanente Kastenfallen) führten dabei zu einer Schwerpunktbildung in gewissen Eständen, d.h. die markierten Individuen verteilten sich nicht gleichmässig über das ganze Areal. Für die Feldarbeit muss es im allgemeinen genügen, wenn in gewissen Eständen der Anteil markierter Individuen etwa 10% der Population beträgt. Ausnahmsweise können bei dieser Verteilung auch höhere Werte gefunden werden.

TABELLE 1.

Anteil markierter Tiere in den Untersuchungsgebieten.

	<i>vom Gesamtbestand</i>	<i>in einzelnen Eständen</i>
Gemse natürliche Marken	4%	bis 10%
künstliche Marken	7%	bis 20%
individuell erkennbar	11%	bis 30%
Hirsch künstliche Marken	3-4%	bis 30%
Reh künstliche Marken	5%	bis 15%

Als Wiederbeobachtungen markierter Individuen werden ausnahmsweise auch Meldungen von instruierten Helfern (Wildhüter, Grenzwächter) und sogar von Aussenstehenden protokolliert, sofern sie genügend präzise und damit unzweideutig sind.

TABELLE 2.

Häufigkeit der Wiederbeobachtung markierter Tiere.

	<i>Gemse</i>	<i>Hirsch</i>	<i>Reh</i>
Anzahl hauptamtliche Beobachter	1	7	1
Beobachtungsdauer	1 Jahr	6 Jahre	1 Jahr
beobachtet: nie	8%	5%	10%
1-9 ×	22%	25%	40%
≥ 10 ×	70%	70%	50%

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass für zeitlich beschränkte Untersuchungen an freilebenden Huftieren, die sich auf die Sichtmarkierung eines Populationsanteils stützen, befriedigende Methoden zur Verfügung stehen. Sichtmarkierungsaktionen sind aber nur sinnvoll, wenn Gewähr für eine exakte und intensive Beobachtung geboten ist, was sich bei geographisch weitgefassten Programmen erfahrungsgemäss kaum verwirklichen lässt.

ZUSAMMENFASSUNG

Es werden Erfahrungen über verschiedene Methoden einer sichtbaren Markierung an Gamsen mitgeteilt und mit Angaben von SCHLOETH (Hirschmarkierung) und KURT (Rehmarkierung) verglichen.

Die in Kastenfallen gefangenen Tiere werden am besten von Helfern festgehalten, da die Behandlung durch einen Einzelnen für das Tier nicht ohne Risiko ist. Während hochträchtige Gamsgeissen Fang und Markierung schadlos überstanden, blieb ein mit der Mutter freigelassenes Kitz offenbar dauernd von ihr getrennt. Anfangs werden die Tiere durch die Ohrmarkierung etwas gestört, und Artgenossen können sich für die Marken interessieren, doch tritt bald eine Gewöhnung ein.

Zur Markierung dienten Ohrmarken mit daran befestigten Plasticbändern, Halsbänder und bei Gamsen Kruckenbemalung; ausserdem wurden körperliche Abnormitäten zur Identifizierung benutzt. Die verwendeten Markentypen haben eine durchschnittliche Lebensdauer von 5 Jahren oder sind zur Zeit noch erhalten. Bei Hirschen waren Halsbänder, bei Gamsen eine Kombination von

Ohrbändern und farbigen Krucken am besten sichtbar. Beim Vorhandensein von genügend markierten Tieren war die Anzahl der Wiederbeobachtungen befriedigend, da die betreffenden Gebiete häufig begangen werden konnten.

RÉSUMÉ

Des essais de marquage de chamois sont comparés à ceux de SCHLOETH sur les cerfs et de KURT sur les chevreuils. Les marques les mieux visibles sont des combinaisons de rubans plastiques dans les oreilles et de peinture des cornes. Leur durée est d'environ 5 ans.

SUMMARY

Various devices of visibly marking chamois have been tried and compared with the results of SCHLOETH on red deer and of KURT on roe deer. The most suitable markings are a combination of ear tags with colored plastic strips and painting of horns. These devices last for about 5 years.

LITERATUR

- SCHLOETH, R., K. KLINGLER und D. BURCKHARDT, 1960. *Markierung von Rotwild in der Umgebung des Schweizerischen Nationalparks*. Rev. suisse de Zool. 67: 281-286.
- SCHLOETH, R., 1961. *Markierung und erste Beobachtungen von markiertem Rotwild im Schweizerischen Nationalpark und dessen Umgebung*. Ergebn. der wiss. Unters. des Schweiz. Nationalparks, Bd. 7, 45: 197-227.
- 1962. *Die Sicht-Markierung — ein modernes Instrument der Wildforschung*. Schweiz. Z.f. Forstwesen 5: 234-241.
- TABER, R. D., and I. McT. COWAN, 1963. *Capturing and marking wild animals*. In: *Wildlife investigational techniques* (ed. by H. MOSBY), Wildl. Soc. 10: 250-283.
-

N^o 22. **Fred Kurt.** — Feldbeobachtungen und Versuche über das Revierverhalten der Rehböcke (*Capreolus capreolus* L.). (Mit 4 Textabbildungen und einer Tabelle)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich
(Direktor Prof. Dr. H. Burla)

EINLEITUNG

Bei einer Feldstudie am Rehwild können fünf soziale Klassen unterschieden werden: *a*) adulte Böcke (Männchen im zweiten Lebensjahr und ältere), *b*) Kitzböcke (Männchen im ersten Lebensjahr), *c*) adulte Geissen (Weibchen im dritten Lebensjahr und ältere), *d*) subadulte Geissen oder Schmalrehe (Weibchen im zweiten Lebensjahr), *e*) Kitzgeissen (Weibchen im ersten Lebensjahr).

Die Rehgeissen setzen ihre Kitze in den Monaten April bis Juli. Meist werden Zwillinge, seltener eines oder drei Junge geboren. In den ersten zwei bis vier Wochen nach der Geburt festigen prägungsähnliche Vorgänge die Mutter-Kind-Beziehung und die Beziehung zwischen den Kitzen. Die zwei- bis vierköpfige Mutterfamilie bildet während ungefähr 10 Monaten eine stabile soziale Einheit, deren Mitglieder das gleiche Raum-Zeit-System (HEDIGER, 1954) besitzen.

In den Monaten März, April und Mai zerfällt die Mutterfamilie. Der Kitzbock trennt sich endgültig von der Mutter und den Geschwistern. Er wird nun einzeln oder in losen Verbänden mit gleichalten oder ältern Böcken angetroffen. Die zwei- bis vierköpfigen Bockgruppen können bis Ende Mai beobachtet werden. Später meiden sich die Männchen gegenseitig. Sie treten nun vor allem mit nichtführenden Geissen oder erstmals brünftigen Schmalrehen auf.

In der Zeit zwischen Mai und August sind die Wohngebiete der adulten Böcke insofern als Territorien im Sinne HEDIGERS (1954) zu bezeichnen, als dass sie mit den Wohngebieten benachbarter adulter Männchen nur einen schmalen Grenzstreifen gemeinsam haben und olfaktorisch markiert werden. An ihren Grenzen kommt es zu Auseinandersetzungen mit adulten Nachbar-

böcken. Dagegen fallen sie oft zu einem grossen Teil mit den Wohngebieten anderer sozialer Klassen zusammen. Hier sei der Begriff „Territorium“ vermieden, da er in der letzten Zeit auf verschiedene Weisen definiert worden ist. Ich ersetze ihn durch den Begriff „Revier“, wie es HENNIG (1962) vorgeschlagen hat, und verstehe dabei das markierte Wohngebiet eines Individuums oder einer Gruppe, welches sich nur an den Grenzen mit denjenigen bestimmter, in Begegnungen bekämpfter Nachbarn überschneidet.

Einjährige Rehböcke bewohnen noch keine Reviere. Ihre Wohngebiete überschneiden sich gegenseitig und liegen z.T. in den Revieren der mehrjährigen Böcke (KURT, 1966).

Die Reviere werden während der Brunft aufgegeben. Nach der Brunft schliessen sich die Männchen in Begleitung von Schmalrehen einer oder mehreren Mutterfamilien lose an. Im März oder April verlassen sie die Gruppen wieder.

In der vorliegenden Arbeit werden einige Versuche zur Ontogenese des Revierverhaltens besprochen. Die zusammengefassten Ergebnisse einer dreijährigen Feldarbeit werden dabei nur soweit gegeben, wie es zur Diskussion der Versuchsergebnisse nötig ist. Eine ausführliche Darstellung der Feldbeobachtungen erfolgt an anderer Stelle (KURT, 1966).

Die Versuche wurden mit 12 Böcken angestellt, welche aus einer Gruppe von 51 Kitzen stammten, die vorübergehend in Gefangenschaft gehalten wurden. Der Fang, die Haltung und das Aussetzen von Rehen war nur dank dem grosszügigen Entgegenkommen des kant. bernischen Jagdinspektors, Herrn H. Schaerer, möglich. Seine Bemühungen seien hier bestens verdankt.

1. *Die aggressiven Verhaltenselemente.*

Die Bildung von Territorien ist eng verbunden mit dem Aggressionsverhalten, welches die Rehböcke in der Zeit zwischen Februar und August zeigen.

Im Spiel, das bei Rehen vorallem von Geschwisterkitzen gezeigt wird, treten Verhaltenselemente auf, die an die Auseinandersetzungen zwischen erwachsenen Böcken erinnern (Abb. 1). Im ersten Monat nach der Geburt treten zwischen den Geschwistern als erste soziale Beziehungen Kontaktverhalten (Nasalkontakte, Schlecken und Kontaktlaute) auf, die bei erwachsenen Rehen

dazu dienen, einen bestehenden Sozialverband zusammenzuhalten. Im Alter von zwei Monaten wird erstmals das Stossen (Stosskampf) beobachtet. Die Droh- und Imponierverhalten treten in der Zeit

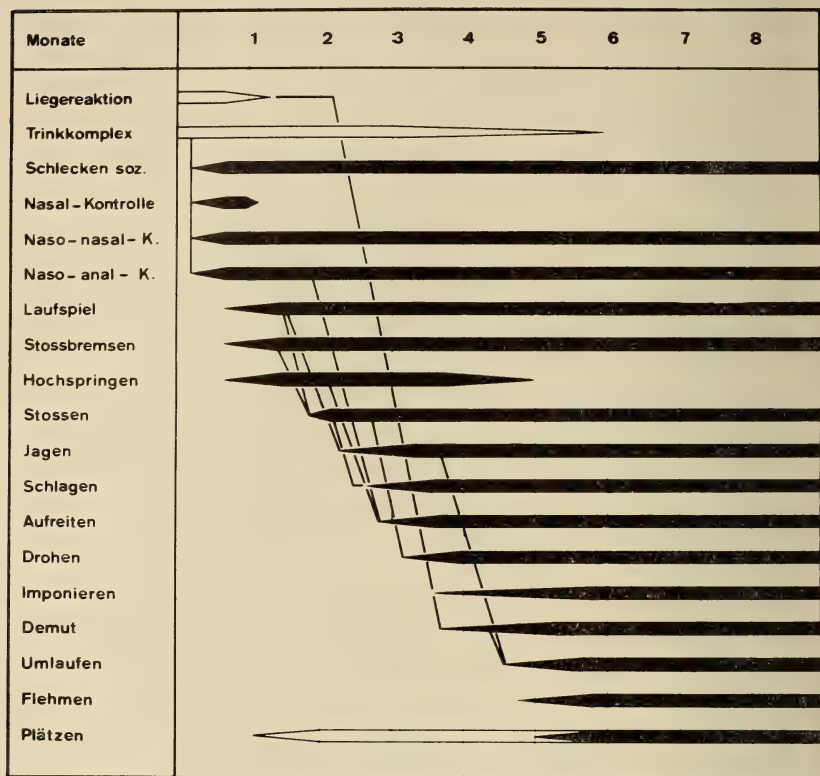


Abb. 1.

Ontogenese einiger Sozialverhalten. Die Beobachtungen stammen von 51 vorübergehend gefangen gehaltenen und 20 markierten freilebenden Kitzen. Die Spitze der Bänder beginnt zu diesem Zeitpunkt, bei welchem das erste Kitz das betreffende Verhalten gezeigt hat. Die Bänder erreichen dort ihre Maximalbreite, wo alle beobachteten Kitze das Verhalten zeigten. Die schrägen und senkrechten Striche verbinden Verhalten mit gleichen oder ähnlichen Bewegungselementen.

zwischen dem dritten und fünften Lebensmonat auf. Das Schlagen wird vom dritten Monat an gezeigt. Die Kampfspiele werden von beiden Geschlechtern in gleicher Weise ausgeführt. Drei isoliert aufgezogene Kitzböcke zeigten die gleichen aggressiven Verhaltens-

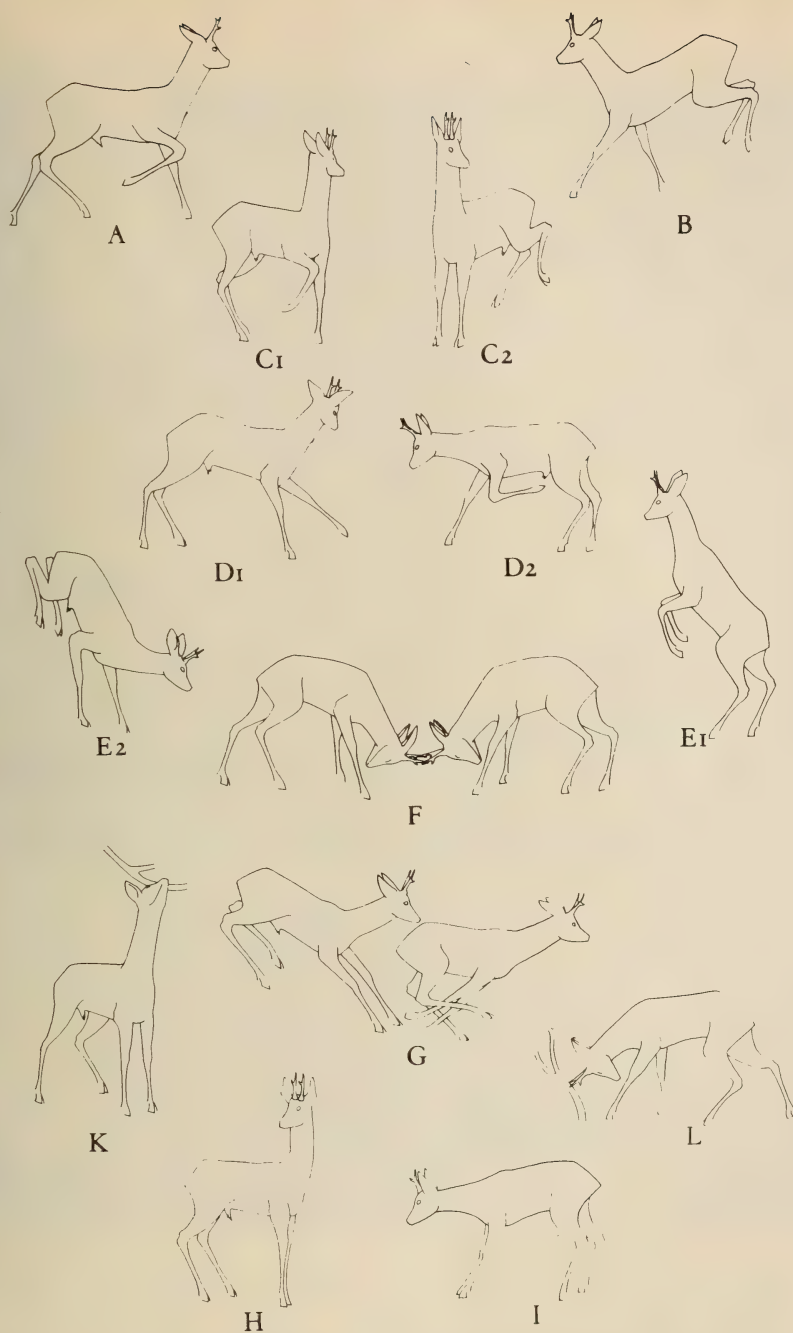


ABB. 2.

Kampfverlauf zwischen zwei Böcken: A, B: Aufsuchen; C: Imponieren; D: Drohen; E: Sprünge, die den Stosskampf einleiten; F: Stosskampf; G: Jagen; H: Imponieren; I: Demutshaltung; K Stirnlockenreiben; L: Schlagen.

elemente, obwohl sie nie Gelegenheit hatten, sich im Spielkampf mit Geschwistern zu messen. Als Objekte der Aggression dienten ihnen auffällige Gegenstände im Gehege wie Futtergeschirre und Pflanzen.

Der Kampf zwischen zwei adulten Böcken verläuft wie folgt (Abb. 2): Die Rivalen nehmen einander je nach Sicht- und Windverhältnisse auf eine Distanz von 30 bis 300 m wahr. Sie unterbrechen die laufende Handlung und sichern (Kopf erhoben, Ohren nach vorne geöffnet). Nach dieser ersten Kontrolle suchen sie sich gegenseitig auf. Bei einer Individualdistanz von 5 bis 10 m erfolgt noch einmal eine Kontrolle. Anschliessend wird imponiert und gedroht (Imponieren: Hals senkrecht nach oben gehalten, Kopf seitlich abgedreht, Ohren nach hinten gelegt, Augen zugekniffen. Drohen: Kopf gesenkt, Geweihe gegen Rivalen gerichtet, ev. Scharren mit den Vorderläufen). Nun senken beide gleichzeitig die Köpfe, kontrollieren sich kurz nasonasal und „verhängen“ die Geweihe. Ist der Stärkere ermittelt, was oft erst nach mehreren Anläufen der Fall ist, wird der Kampf abgebrochen. Der Sieger droht. Der Verlierer verharret kurze Zeit in Demutstellung mit waagrecht gehaltenem Hals, nach vorne geöffneten Ohren und flieht.

In Auseinandersetzungen zwischen ungleichstarken Tieren, z.B. zwischen Kitzböcken und adulten oder zwischen Böcken und Geissen, kneift das unterlegene entweder bereits bei der Annäherung des stärkeren oder spätestens dann, wenn dieses zu drohen beginnt. Schwächere Böcke fliehen und werden oft über längere Strecken verfolgt. Zwischen Tieren, die längere Zeit im gleichen Verband zusammengelebt haben und sich gegenseitig kennen, können Aggressionen durch die Demutstellung des Unterlegenen blockiert werden. Dabei kommt es zu keinen oder nur zu kurzen Verfolgungsjagden.

Nach jeder aggressiven Auseinandersetzung zeigen die Böcke in der Regel Schlagen oder Stirnlockenreiben, zwei Verhalten, die an das Kampfverhalten erinnern. Beim Schlagen „kämpft“ der Bock mit gesenktem Kopf gegen kleine Bäume, Sträucher oder Stauden. Beim Stirnlockenreiben „kämpft“ der Bock ebenfalls gegen ein Ersatzobjekt. Dabei ist jedoch der Hals in typischer Imponierstellung nach oben gehalten. Schlagen und Stirnlockenreiben werden wie die Kämpfe zwischen zwei Partnern durch

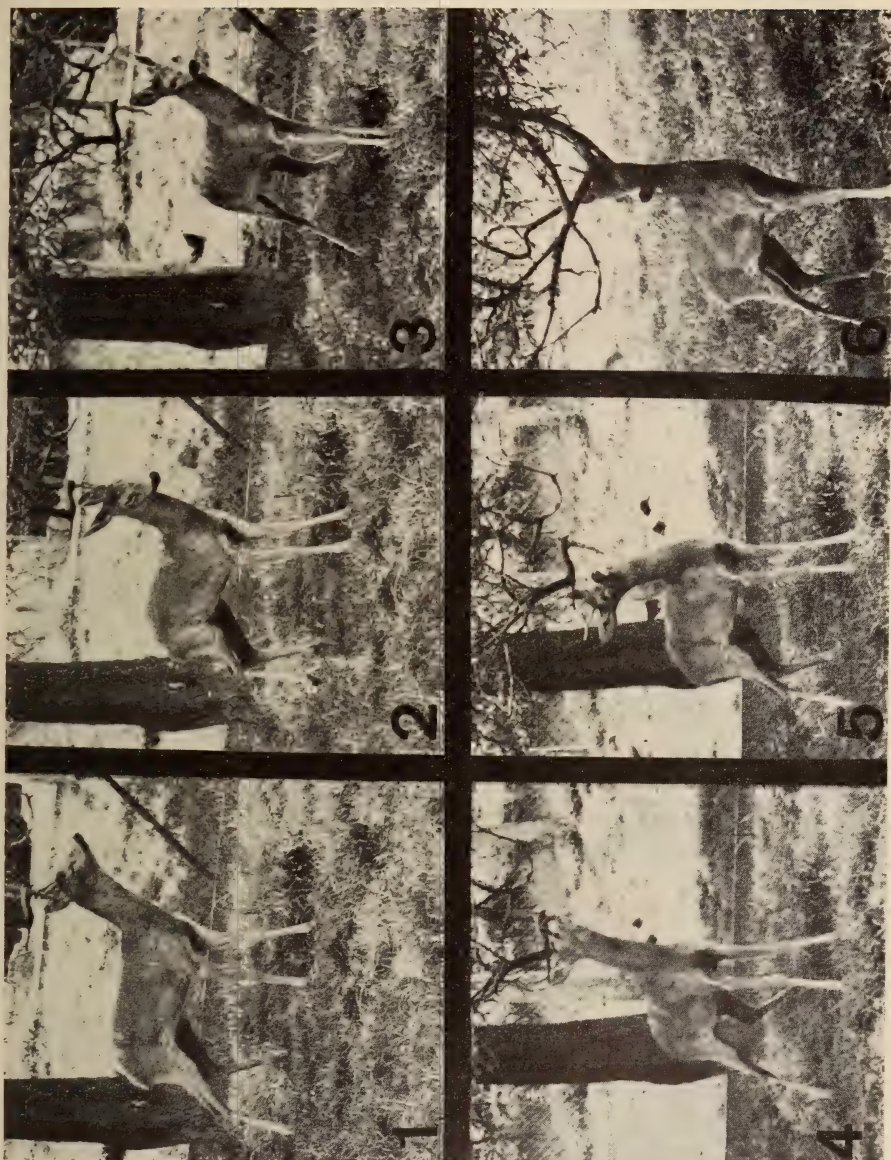


Abb. 3.

Stirnlockenreiben: 1, 2; Imponieren gegen den Baum mit Hinterlaufschlag (2);
3: Koten; 4—6: Markieren.

Droh- und Imponierverhalten eingeleitet (Abb. 3). Beim Schlagen und Stirnlockenreiben wird die Stirnlocke, ein an Talg- und Schlauchdrüsen reiches Hautstück zwischen und vor den Rosenstöcken, an den bearbeiteten Pflanzenteilen gerieben. Das Sekret dient der olfaktorischen Reviermarkierung (SCHUMACHER, 1935; KURT, 1966). Bei 25 beobachteten Kämpfen war es möglich, das Verhalten beider Partner auch nach der Entscheidung noch zu verfolgen. Dabei zeigte der Sieger immer Stirnlockenreiben. Der abgetriebene Unterlegene zeigte in 20 Fällen Schlagen und nie Stirnlockenreiben. Schlagen und Stirnlockenreiben treten auch ohne vorangegangene Kämpfe auf. Erhält z.B. ein ranghoher Bock durch eine günstige Windlage Kenntnis von einem anderen, unterlegenen Männchen, dann sucht er einen Markierbaum auf und reibt die Stirnlocke. Einjährige Böcke schlagen vermehrt an verlassenen Liegestellen adulter Böcke. Während der Brunft erinnern die Verhalten „Jagen“ und „Drohen“ des Bockes an die Kämpfe. Es kam aber während der Brunft — mit einer Ausnahme, bei der ein treibender Bock zwei Geissen mit den Geweihen getötet hatte — nie zu Stosskämpfen gegen die Weibchen. Dagegen unterbricht der treibende Bock das Brunftverhalten häufig und sucht einen Markierbaum auf, an dem er die Stirnlocke reibt.

KURT (1966) deutet Schlagen und Stirnlockenreiben als „redirective activity“ (BASTOCK, MORRIS und MOYNIHAN, 1962), bei der das Verhalten durch eine spezifische Reizsituation aktiviert wird, gleichzeitig aber durch „soziale Hemmung“ oder das Fehlen eines geeigneten Kampfparkers auf ein anderes Objekt umgeleitet wird.

2. *Die Kampfpartner.*

Die aggressiven Verhaltenselemente werden von den Kitzen zuerst in individuellen Spielen ohne sichtbaren Sozialbezug gezeigt. Gegenüber Geschwistern treten sie erst eine bis zwei Wochen später auf. Äusserst selten richten sich die Kampfspiele gegen die Mutter. Dagegen können die sich im Herbst an Mutterfamilien anschliessenden Schmalrehe und adulten Böcke in die Kampfspiele einbezogen werden. Mit zunehmendem Alter zeigt sich der Kitzbock seiner Schwester gegenüber in den Stosskämpfen überlegen. Seine Attacken werden von nun an seltener. Zudem ist die Schwester in der

Lage, die Aggressionen durch den Drehsprung (KURT, 1966), ein spielerisches Demutsverhalten, zu blockieren. In dieser Zeit können die ersten an das Schlagen erinnernde Verhalten bei den Kitzen beobachtet werden.

Im Frühjahr zeigen die Böcke Aggressionsverhalten, bei welchen die einzelnen Verhaltenselemente nicht mehr in der gleichen Sequenz auftreten, wie in den Kampfspielen. Auch hier wird die

TABELLE 1.

Zahl der aggressiven Handlungen von einjährigen und adulten Böcken in 100 Beobachtungsminuten gegenüber Partner des gleichen Sozialverbandes; ♂ a: adulte Männchen; ♂ o: einjährige Männchen; ♀ a: adulte Weibchen; ♀ af: führende Weibchen (für Kitzböcke: Mutter); ♀ sa: Schmalrehe; ♀ o: einjährige Weibchen. K: die Kämpfe können vollständig verlaufen; J: die Auseinandersetzungen beschränken sich auf Imponieren, Drohen, Demutsgebärde und Jagen; B: Brunfteinleitende Jagden (Treiben).

		♂ a	♂ o	♀ a	♀ af	♀ sa	♀ o
♂ o	März	1.1 K	3.1 K	9.1 J	0.0	3.9 J	3.5 J
	April	1.1 K	5.1 K	1.3 J	0.0	2.4 J	1.0 J
	Mai	0.0	4.0 K	0.0	0.0	0.0	1.4 B
	Juni/Juli	0.0	5.6 K	0.0	0.0	2.4 B	0.0
	August	0.0	0.0	0.0	0.0	8.3	0.0
♂ a	März	0.0	3.2 K	0.0	0.0	4.0 J	4.8 J
	April	10.0 K	9.3 K	0.0	0.0	2.1 J	3.6 J
	Mai	0.0	20.7 K	0.0	0.0	0.0	0.0
	Juni/Juli	0.0	0.0	16.7 B	0.0	11.8 B	0.0
	August	0.0	0.0	33.3 B	16.7 B	30.8 B	0.0

sich die Rivalen in ihrem Alter und Geweihzustand entsprechen (Abb. 4). Auseinandersetzungen im Juni und Juli sind selten. In dieser Zeit kennen sich die Böcke bereits gegenseitig. Die Ränge sind verteilt. Das feste Ranggefüge scheint Rivalenkämpfe zu blockieren und lässt die Aggression an Ersatzobjekten ablaufen. Gebietsfremde Böcke werden jedoch weiterhin angegriffen, was in drei Versetzungsversuchen im Sommer 1965 gezeigt werden konnte.

Obwohl künstlich aufgezogene Rehböcke wegen ihrer Gefährlichkeit gegenüber Menschen bekannt sind, wurde ich nie von fünf als siebenmonatige Kitzböcke ausgesetzten Tieren angegriffen, auch nicht während der Brunft. Im Gegensatz zu diesen im Winter ausgesetzten Böcken griffen die drei einzeln aufgezogenen, welche erst in der Zeit zwischen April und September freigelassen wurden, Menschen an und schienen wilde Rehböcke nicht als Kampfpartner zu erkennen, während sich die ersten fünf gegen wilde Böcke behaupten konnten.

3. *Die Beziehung zum Raum.*

Die Wohngebiete der drei bis fünfköpfigen „Wintergruppen“, in welchen sich auch Böcke aufhalten, überschneiden sich. Nach der Trennung von den Mutterfamilien im Februar und März können mehrere Böcke den gleichen Einstand bewohnen. Sie werden dabei oft an der gleichen Äsungsstelle angetroffen. Dabei beträgt die Individualdistanz 10 bis 20 m. Nach der eigentlichen „Kampfzeit“ im April und Mai vergrößert sich die Individualdistanz zwischen den Böcken. Diese bilden auch keine gemeinsamen Verbände mehr. Sie halten sich jetzt 100 bis 500 m voneinander entfernt auf. Es ist anzunehmen, dass sie olfaktorisch miteinander in Kontakt bleiben. Das Revierverhalten beruht jedoch nicht nur auf der extremen Vergrößerung der Individualdistanzen; denn die Böcke könnten weiterhin das gleiche Gebiet bewohnen, allerdings mit verschiedenen Raum-Zeit-Systemen. Die Standortstreue, welche beim Reh stark ausgeprägt ist (RAESFELD, LETTOW-VORBECK und RIECK, 1956) ist eine weitere Voraussetzung für die Revierbildung. Sie konnte an 34 markierten, freilebenden Rehen nachgewiesen werden; von denen sich nur 3, alles Kitzböcke, weiter als 1,5 km vom Markierungsort entfernten. Die Abwanderung erfolgte im Alter von 10 Monaten, also im März, und betrug 5 bis 7 km.

Die 5 halbjährigen Kitzböcke, welche im Winter freigelassen wurden, hielten sich im Versuchsgebiet, obwohl dieses bereits von 28 andern Rehen bewohnt wurde. Dagegen wanderten die 3 einjährigen Böcke, welche in der Zeit zwischen April und September ausgesetzt wurden, und ein gleich alter, wildlebender, welcher in ein fremdes Gebiet versetzt wurde, ab. Zwei der künstlich aufgezogenen fanden dabei den Ort, an welchem sie aufgezogen wurden, obwohl sie nie vorher an der etwa 7 km entfernten Aussetzungstelle gewesen waren. Der dritte der aufgezogenen Böcke, welcher erst im September ausgesetzt wurde, suchte den nächsten Bauernhof auf und lebt seither in dessen unmittelbarer Nähe.

4. *Die olfaktorische Markierung.*

Die entscheidende Rolle bei der Bildung der Reviere dürften die olfaktorischen Fährten- und Reviermarken bilden. Umfangreiche Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Hautdrüsen beim Reh fehlen bis heute. Deshalb begann A. Wandeler vor einem Jahr mit einer Arbeit über diese Organe. Aus den bisherigen Untersuchungen von KURT (1965 u. 1966) und KURT und RUNGGER (1965, unveröffentlicht) geht hervor: In Wahlversuchen vermögen halbjährige Kitze ein bis zwei Stunden alte Fährten zu unterscheiden. Alters- und geschlechtsbedingte Unterschiede in der Zusammensetzung des Interdigitalorganes (SCHUMACHER, 1935) konnten nur an Tieren gefunden werden, welche im Sommerhalbjahr erlegt wurden. Dabei zeigten Böcke eine Vermehrung der Talgdrüsen und eine Verminderung der Schlauchdrüsen. Bei Geissen liegen die Verhältnisse umgekehrt. Es ist unwahrscheinlich, dass das Sekret des Interdigitalorganes einer kontinuierlichen Fährtenmarkierung dient, denn die Öffnung des Drüsensackes liegt an der Fussoberseite und das Sekret ist zähflüssig, oft ganz erhärtet. Zudem ist die Haut des ganzen Fusses reich an Schlauchdrüsen. Talgdrüsen fehlen dort fast gänzlich. Rehe können auch dann von ihren Sozialpartnern auf Grund der Fährten gefunden werden, wenn ihnen die Interdigitalorgane wegoperiert wurden. Bei dem im Interdigitalorgan gespeicherten Sekret muss es sich um eine „Zusatzmeldung“ handeln, welche nur bei bestimmten Gelegenheiten abgegeben wird. Böcke schlagen in erhöhter Kampf Stimmung (Abb. 3) mit den Hinterläufen gegen den Boden. Dabei sind die

Schalen bis unmittelbar vor dem Auftreten nach hinten gerichtet. Somit kann das Sekret, da die Öffnung des Sackes nun nach unten schaut, an Pflanzen abgestreift werden. Im Gegensatz zu den Männchen zeigen die Weibchen selten den Hinterlaufschlag.

Die Interdigitalorgane der Männchen sind vor und während der Brunft meist leer. Im Winter dagegen sind sie gefüllt. Diejenigen der Weibchen sind das ganze Jahr gefüllt.

Bei starker Aufregung kommt es zu vermehrter Entleerung. An 80 anlässlich der Herbstjagd sezierten Hinterlaufpaaren ergab sich ein Zusammenhang zwischen dem Füllungsgrad des Organs und der Dauer, in welcher die Rehe von Niederlaufhunden gejagt worden waren.

Das talgreiche Sekret des Interdigitalorganes kann wildlebende Rehe zur Flucht veranlassen. Zu diesen Versuchen wurden Organe frischerlegter Böcke verwendet. Es muss angenommen werden, dass das Sekret der Talgdrüsen „abstossend“ wirkt, das Sekret der Schlauchdrüsen, welches auch von der Fussunterseite kontinuierlich abgegeben werden kann, dagegen keine solche Wirkung erzeugt. In der Stirnlocke finden sich neben Schlauchdrüsen auch reichlich Talgdrüsen. Nach der erwähnten Hypothese sollte somit auch von Markierstellen eine abstossende Wirkung ausgehen. Der eingefangene und versetzte Bock, welchen ich in einem Gebiet freiliess, über dessen Revierverhältnisse ich orientiert war, versuchte in den Wald zu flüchten, bremste aber 50 m vor dem Waldrand, sicherte und rannte vom Wald weg. Er versuchte an vier andern ebenfalls von den ansässigen Böcken markierten Stellen in den Wald einzudringen, doch überall wiederholte sich das oben beschriebene Verhalten. Er hielt sich längere Zeit auf den Feldern auf und wanderte dann ab. Er wurde seit einem Jahr nie mehr beobachtet.

Gefangen gehaltene Rehböcke konnten zu Markierhandlungen und Kämpfen veranlasst werden, wenn man ihnen Zweige in das Gehege stellte, an denen kurz vorher wildlebende die Stirnlocken gerieben hatten.

DISKUSSION UND ZUSAMMENFASSUNG

Als vier Voraussetzungen zur Bildung von Revieren betrachte ich die gegenseitige Kenntnis des Ranges bei benachbarten Böcken,

die Tendenz zur Isolation von andern Männchen, die Standortstreue und das Markierverhalten.

In den Auseinandersetzungen, welche zwischen den Böcken vor allem im frühen Frühjahr stattfinden, lernen sich die Rivalen gegenseitig kennen. Es wird nur solange gekämpft, bis die Rangunterschiede eindeutig festliegen. Später werden Aggressionen entweder durch Demutsgebärden blockiert oder dadurch verhindert, dass sich die Böcke zur Identifizierung nicht mehr aufsuchen müssen sondern auf Grund individuell verschiedener Duftmarken einander auch auf grosse Distanzen erkennen. Das durch einen bekannten Rivalen ausgelöste Aggressionsverhalten läuft nicht mehr gegen diesen ab, sondern gegen ein Ersatzobjekt und dient der olfaktorischen Reviermarkierung.

In den Kämpfen erweisen sich die adulten, revierbesitzenden Böcke als überlegen gegenüber den einjährigen. Sie zeigen als Markierverhalten häufig Stirnlockenreiben, selten Schlagen. Die unterlegenen einjährigen Männchen zeigen dagegen häufig Schlagen, selten Stirnlockenreiben. Ob nun die Reviere olfaktorisch dadurch markiert werden, indem ihre Bewohner neben dem Schlagen auch Stirnlockenreiben zeigen, oder ob die Marke wegen einer andern Zusammensetzung des Sekretes erkennbar ist, kann nicht gesagt werden.

In die Reviere adulter Böcke dürfen sich ansässige einjährige wagen, fremde dagegen nicht. Ein anderer Bock wird also vom Revierinhaber geduldet, wenn er Kenntnis von dessen Schwäche hat und dieser seine Unterlegenheit selbst auch kennt.

Die Verteilung der Reviere erfolgt im Frühjahr, sich später einfindende Anwärter können sich in das bestehende soziale Gefüge nicht mehr einordnen.

Warum nur adulte Rehböcke Revierverhalten zeigen und die einjährigen nicht, kann auf Grund der vorliegenden Ergebnisse nicht gesagt werden. Entweder handelt es sich dabei um ein Verhalten, welches erst im zweiten Lebensjahres voll ausreift, oder die Reviere müssen eine bestimmte minimale Grösse haben, wobei bedingt durch die überhöchte Wilddichte in unserem Land, mehr Böcke in einem Gebiet leben, als dieses geeignete Reviere zu vergeben hat.

Die Trennung der Kitzböcke von der Mutterfamilie ist nicht nur eine soziale, sondern auch eine räumliche. Distanzmässig

erfolgen dabei die weitesten bei Rehen gefundenen Abwanderungen. KURT (1966) versucht diese damit zu erklären, dass der im Frühjahr bei den Kitzböcken auftretenden Kampftrieb gegenüber der Mutter und den Geschwistern, sowie gegenüber dem überlegenen adulten Bock, welcher die Familie begleitet, nicht vollständig abreagiert werden kann. Der Kitzbock ist deshalb gezwungen, geeignete Kampfpartner unter den gleichalten Männchen benachbarter Familien zu suchen.

Durch das Revierverhalten wird einerseits eine gleichmässige Verteilung der starken Böcke in dem von Rehen bewohnten Gebiet erreicht, andererseits hat es insofern eine arterhaltende Wirkung, als es die heftigsten Kämpfe, welche nur zwischen Gleichstarken vorkommen, verhindert.

LITERATUR

- BASTOCK, M. A., D. MORRIS, M. MOYNIHAN 1953. *Some comments on conflict and thwarting in animals*. Behaviour 6: 66-84.
- HEDIGER, H. 1954. *Skizze zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus*. Zürich.
- HENNIG, R. 1962. *Über das Revierverhalten der Rehböcke*. Z. Jagdw. 8: 61-81.
- KURT, F. 1964. *Zur Rolle des Geruchs im Verhalten des Rehwildes*. Verh. der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft. 1964, 140-142.
- 1966. *Zur Sozialmechanik des Rehes* (Manuskript).
- RAESFELD, F. v., LETTOW-VORBECK, RIECK 1956. *Das Rehwild*. Hamburg.
- SCHUMACHER, S. v. 1935. *Ein Stirn-Duftorgan beim Rehbock und die Bedeutung des Fegens*. Der Deutsche Jäger, Nr. 5.
-

N^o 23. **H. Sägesser**, Bern. — Über den Einfluss der Höhe auf einige biologische Erscheinungen beim Reh (*Capreolus c. capreolus* und bei der Gemse (*Rupicapra r. rupicapra*. (Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen.)

Naturhistorisches Museum Bern.

EINLEITUNG

Seit BERGMANN (1847) die nach ihm benannte Regel aufstellte, wonach Warmblüter in kälteren Gebieten grösser sind als in wärmeren, wurde diese Gesetzmässigkeit nicht nur an einer ganzen Reihe von Beispielen erhärtet (Uebersicht bei HESSE 1924), sondern auch formelmässig besser zu erfassen versucht. Obschon der Umsatz nach anderen Untersuchern (ASCHOFF 1948) der Oberfläche nicht genau proportional ist, wobei unter anderem auch Herzleistung und -gewicht (HESSE 1921a) eine wichtige Rolle spielen, darf doch unterstellt werden, dass die relativ kleinere Oberfläche einer Grossform den Einfluss der Kälte vermindert. Es ist erstaunlich, dass trotz verschiedenartigsten Kälteschutzes (warme Schlupfwinkel, Nester, Winterschlaf, Winterkleid) unter den westeuropäischen Säugern nur 40%, unter den nordamerikanischen nur 19% der Regel nicht folgen (HESSE-DOFLEIN 1943).

Trotz der allgemein bekannten Tatsache, dass mit steigender Höhe die Durchschnittstemperatur abnimmt, wurden sehr wenig Untersuchungen über die Körpergrösse der Warmblüter und ihre Beziehung zur Höhe des Lebensraums unternommen. Für unser Land, das wegen seiner topografischen Struktur solche Beziehungen in grosser Zahl aufweisen müsste, sind überhaupt keine Resultate bekannt. Dies mag damit zusammenhängen, dass durch die Landschaftliche Mannigfaltigkeit eine Tierart fast an jedem Standort wiederum anderen ökologischen Einflüssen ausgesetzt ist, dass es somit äusserst schwer ist, die Wirkung eines Faktors herauszugreifen. UECKERMANN (1951 und 1957) untersuchte in einer umfassenden Arbeit die gewichtsbestimmenden Faktoren für das Rehwild, indem er aus einer grossen Zahl von Revieren immer

diejenigen verglich, die in verschiedenen Aspekten übereinstimmen, in einer Hinsicht aber verschieden waren. Auf diese Weise gelang ihm unter anderem auch der Nachweis einer Gewichtszunahme mit steigender Höhe für einzelne Reviere. Dass aber noch lange nicht alle Faktoren gefunden und ins richtige Licht gerückt sind, mag das folgende Beispiel zeigen: Das Verteilungsmuster der Wald- und Feldflächen ist von grosser Bedeutung für das Reh, ebenso die Baumartenverteilung und der geologische Untergrund, (HESSE 1921b) der seinerseits wiederum die soziologische Zusammensetzung der Pflanzendecke bestimmt. Es konnte nun aber gezeigt werden, dass alle diese Faktoren in der Wirkung überdeckt werden von der

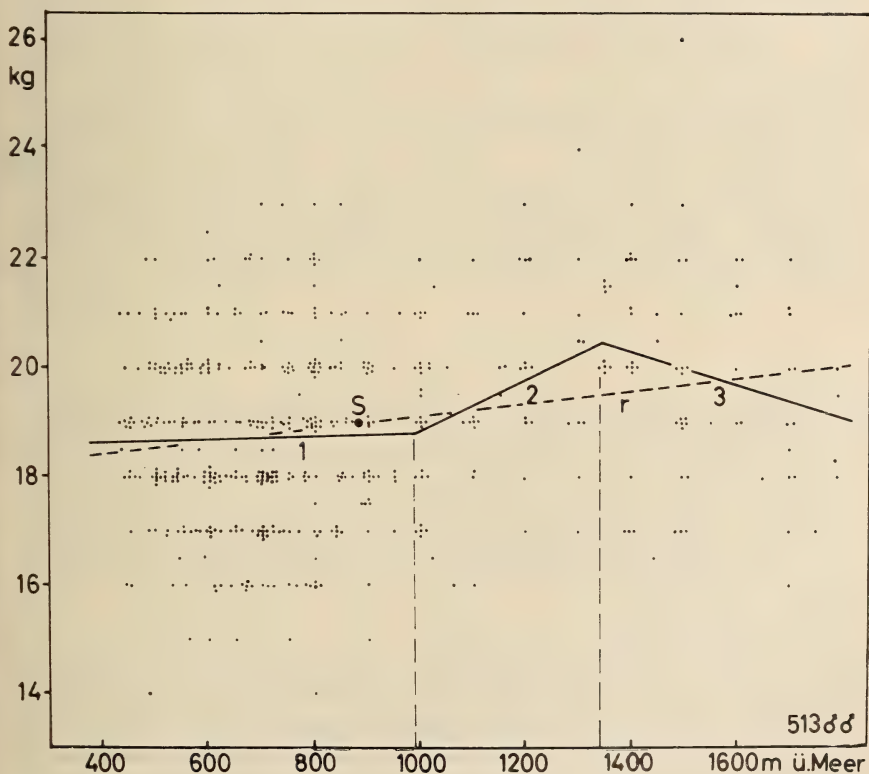


ABB. 1.

Gewichtskurve adulter Rehböcke bei steigender Höhe des Lebensraumes.
 Ordinate: Gewicht (ausgeweidet), Abszisse: Höhe über Meer.

Gliederung des Waldrandes: Das Reh als „Waldrandtier“ ist auf einen möglichst reich gegliederten und „gezahnten“ Waldrand angewiesen, sein Gewicht ist dem Index *Waldrandlänge: Waldfläche* direkt proportional, die Durchschnittsgewichte von Sippen aus benachbarten Wäldern können aus diesem Grunde bis zu 3 kg differieren (SÄGESSER 1966a).

In einer ersten Untersuchung über die Wirkung der Höhe auf das Rehgewicht (SÄGESSER 1966b) zeigte es sich, dass die Körpermasse nicht proportional zur Höhe (und der mit ihr negativ linear korrelierten Jahres-, Winter- oder Januardurchschnittstemperatur) zunimmt, sondern bis 1000 m konstant bleibt, dann bis 1400 m stark ansteigt, um schliesslich wieder zu sinken (Abb. 1). In der Hoffnung, Gründe für diesen Kurvenverlauf zu finden, wurden beim Reh weitere Aspekte untersucht, die einer Wirkung der Höhe (resp. Temperatur) unterworfen sein könnten, andererseits wurde die Wirkung auf das Gewicht einer ähnlichen Tierart, der Gemse, als Vergleich herangezogen. Insbesondere scheinen eine Verschiebung der Setzzeit, der Zahl der Jungen im Zusammenhang mit einem höheren Geburtsgewicht und der Lage des Setzplatzes in Frage zu kommen. Das Geburtsgewicht freilebender Rehe aus höheren Lagen ist aus naheliegenden Gründen leider kaum erhältlich.

MATERIAL UND METHODE

Für die Bestimmung der Gewichtskurve bei zunehmender Höhe wurden die Daten aus den Herbstjagden 1964 (Rehböcke) und 1965 (Gemsen) im Kanton Bern (Schweiz) verwendet. Auf den Abschusscheinen wurde zu diesem Zweck neu ein Vermerk über die Meereshöhe des Abschussortes verlangt, der vom kontrollierenden Wildhüter einzutragen war. Es wurden nur ganz ausgeweidete, adulte Tiere berücksichtigt.

Die Angaben über die Setzzeit beim Reh stammen aus einer gemeinsam mit F. Kurt, Zürich im Sommer 1965 durchgeführten Rehkitzmarkierungsaktion, die gleichzeitig mit einer Umfrage bei den Wildhütern des bernischen Mittellandes verbunden war (SÄGESSER UND KURT, 1966)¹. Eine weitere Umfrage bei den

¹ Dem Verein zur Förderung des WORLD WILDLIFE FUND sei für die finanzielle Unterstützung, Herrn Jagdinspektor H. Schaerer (Bern) und den Wildhütern für ihre tatkräftige Mithilfe auch an dieser Stelle gedankt.

Wildhütern des Berner Oberlandes lieferte die Daten für Höhen über 1000 m.

ERGEBNISSE

1. Einfluss der Höhe auf die Setzzeit beim Reh

Ausgangspunkt unserer Untersuchung ist die Gewichtszunahme adulter Rehböcke mit steigender Höhe (Abb. 1), welche trotz der linearen Abnahme der Temperatur (SÄGESSER 1966b) anfänglich nicht zum Ausdruck kommt und erst bei rund 1000 m über Meer einsetzt. Ueber die möglichen Ursachen dieses Kurvenverlaufs wird noch zu diskutieren sein. Es stellt sich nun die Frage, ob andere Merkmale, die nach unserem Wissen temperaturbedingt sind, ebenfalls erst von 1000 m an eine Beeinflussung erleiden.

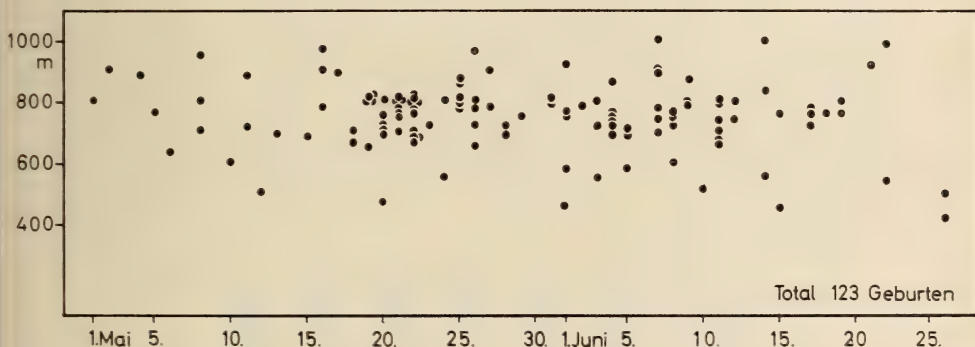


ABB. 2.

Geburtsdatum beim Reh in verschiedener Höhe.
Ordinate: Höhe über Meer, Abszisse: Setzdatum.

Es gilt längst als eine Tatsache, dass gegen Norden zu die Setzzeit beim Reh später stattfindet als in südlicheren Gebieten (RAESFELD 1960). Allgemein gilt der 1. Juni für unsere Breits als mittlerer Setztag (RIECK 1955), unsere Untersuchungen ergaben für das Jahr 1965 den 2. Juni (SÄGESSER und KURT 1966). Wie beim Gewicht, so zeigt sich auch beim Setzdatum keine Verschiebung zwischen 450 und 1000 m (Abb. 2). Sowohl in tiefen wie höheren Lagen des Mittellandes finden wir relativ früh (1. Maihälfte)

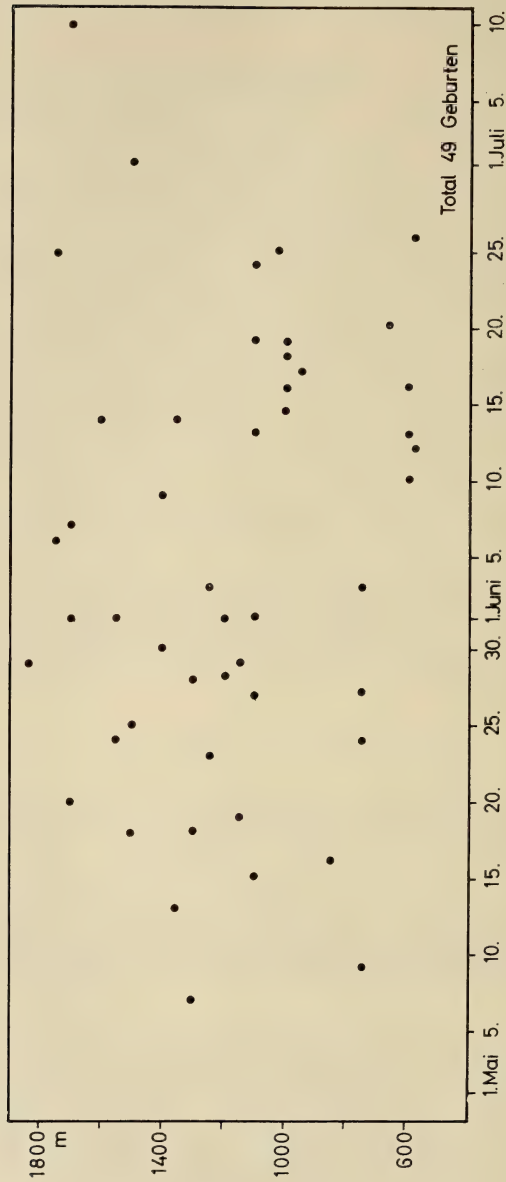


ABB. 3.

Geburtsdatum beim Reh in höheren Lagen des Berner Oberlandes.
 Ordinate: Höhe über Meer, Abszisse: Setzdatum.

und relativ spät (2. Junihälfte) gesetzte Kitze; es stellt sich deshalb die Frage, ob in grösserer Höhe analog zum Gewicht eine Temperaturwirkung nachgewiesen werden könnte.

Die Umfrage bei den Wildhütern lieferte 32 brauchbare Angaben über Geburten in Höhen von 1000 m an aufwärts. Diese geringe Zahl ist einerseits darauf zurück zu führen, dass die Wildhüter erst nachträglich zufällige Beobachtungen aus ihren Tagebüchern mitteilten und nicht zum vornherein angehalten waren, Kitze zu beobachten (wie das im Mittelland der Fall war), andererseits ist das Rehwild in höheren Lagen seltener anzutreffen, was deutlich aus der abnehmenden Zahl in Abb. 1 zum Ausdruck kommt.

Überraschenderweise ist keine Verschiebung der Setzzeit festzustellen, der Grossteil der Kitze wird innerhalb der normalen Setzzeit geboren (Abb. 3), obschon die günstige Jahreszeit in den Bergen sicher verspätet einsetzt. Da das Reh wie auch die arktischen Bären und Marder durch Einschaltung einer Keimruhe die Tragzeit so stark verlängert, dass sowohl die Brunft- wie auch die Setzzeit in eine bestimmte Jahreszeit fallen, legt das Resultat die Vermutung nahe, dass sich das Reh beim Setzen in irgend einer andern Hinsicht dem Gebirgsklima anzupassen vermag, um damit den komplizierten Mechanismus zur Sicherung der Setzzeti zu ergänzen.

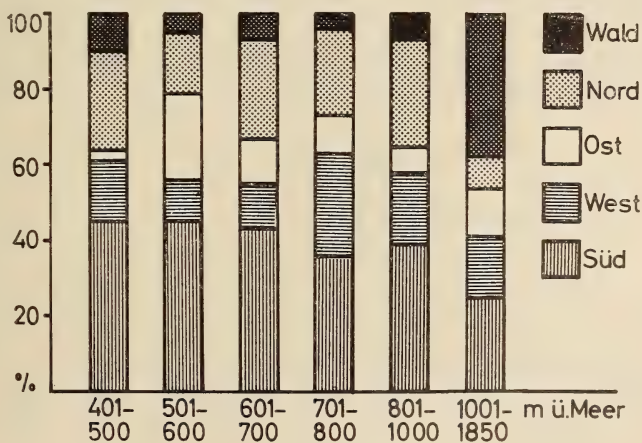


Abb. 4.

Verteilung der Setzplätze in verschiedenen Höhenlagen.

TABELLE 1.

*Verteilung von 264 Setzplätzen nach Exposition und Höhe über Meer
(bis 3 Wochen alt, wir haben nicht bei allen die Höhe errechnet).*

Exposition	401- 500 m	501- 600 m	601- 700 m	701- 800 m	801- 1000 m	Total (%)
Wald	3	2	4	4	2	15 (5,7)
Nord	8	7	15	23	9	62 (23,5)
Ost	1	10	7	10	2	30 (11,3)
West	5	5	7	27	6	50 (19,0)
Süd	14	20	25	36	12	107 (40,5)
Total	31	44	58	100	31	264 (100)

In Betracht kommt in erster Linie die Lage des Setzplatzes, da sich die Möglichkeit gibt, die Sonnenscheindauer zu regulieren oder vorherrschenden Winden auszuweichen. Im Mittelland konnte festgestellt werden (SÄGESSER und KURT 1966), dass Südexpositionen bevorzugt werden. Die grosse Wildddichte bewirkt aber nicht nur eine Verminderung der Nachkommenzahl, sondern sie wirkt sich auch in einer Setzplatzkonkurrenz aus, in dem Sinne, dass bei höherer Weibchendichte die Rehgeissen vermehrt gezwungen sind, auch andere Expositionen als Setzplätze zu wählen. In Abb. 4 ist die Exposition nach Höhenstufen aufgegliedert (Zahlenwerte siehe Tab. 1). Wiederum zeigt sich kein Einfluss der Höhe im Bereich von 400-1000 m. Von 1001 bis 1850 m hat das Reh in viel geringerem

TABELLE 2.

Verteilung der Setzplätze von 1001 bis 1850 m ü. Meer

Exposition	Freies Land	Wald	Total
Nord	2	3	5
Ost	3	2	5
West	4	4	8
Süd	6	0	6
Total	15	9	24

Masse Gelegenheit, innerhalb seines Sippenterritoriums (KURT 1966) eine bestimmte Exposition auszuwählen, da die Bergketten viel gleichförmiger sind als das Hügelland und dem standorttreuen Reh z.B. verwehren, an einen Südhang zu ziehen, wenn sein „home range“ gar keinen solchen umfasst. Es ist uns leider nicht möglich, innerhalb eines in bestimmter Richtung exponierten Hanges zu differenzieren, wieviele Setzplätze sich an möglichst sonnigen oder südgerichteten Stellen befinden, hingegen wissen wir, ob eine Geiss im Wald oder im Freien gesetzt hat. Hier finden wir nun einen auffälligen Unterschied zum Tiefland (Tab. 2): Während dort nur selten im Wald gesetzt wird, sind es in hohen Lagen 37,5% der Geburten, wobei in Südexposition kein einziges Kitz im Walde gefunden wurde, in Nord-, Ost- und Westlagen aber die Hälfte. Bei Unterstellung einer zufälligen Verteilung der Süd-, Nord-, Ost- und Westhänge müssten je 25% der Beobachtungen auf eine

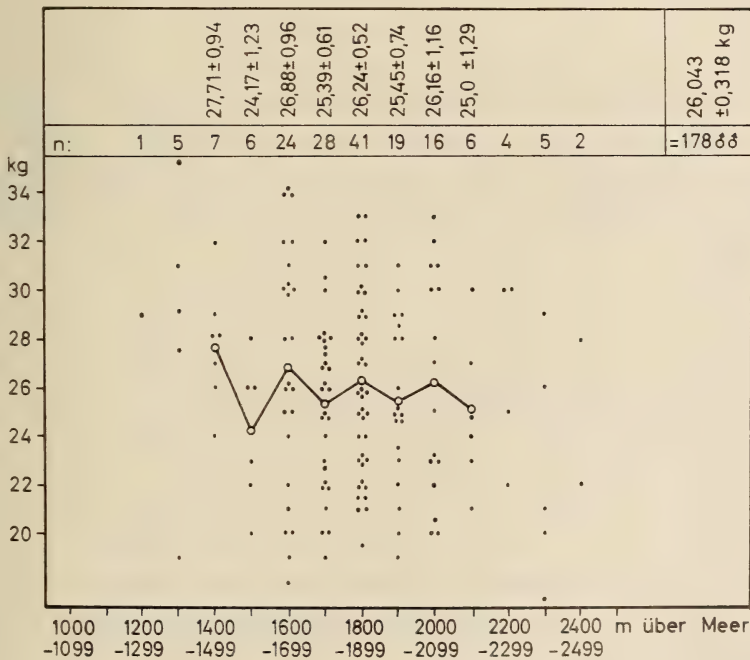


ABB. 5.

Gewichtskurve adulter Gamsböcke bei steigender Höhe des Lebensraumes. Ordinate: Gewicht (ausgeweitet), Abszisse: Höhe über Meer (Berner Oberland).

bestimmte Hanglage entfallen, was auch der Fall ist. Es scheint demnach so zu sein, dass diejenigen Weibchen, welchen die Möglichkeit verwehrt ist, an einem Südhang zu setzen, oft durch die Winde und Niederschläge gezwungen sind, zugunsten des Wetterschutzes auf die Besonnung zu verzichten und ihre Kitze im Wald zur Welt zu bringen.

2. Einfluss der Höhe auf das Gewicht der Gemse

Eine 2. Möglichkeit, um den Gewichtsverlauf mit steigender Höhe beim Reh zu untersuchen, sehen wir im Vergleich mit andern Tierarten. In unserem Lande drängt sich in dieser Hinsicht die Gemse auf. Abb. 5 zeigt die Gewichte von 178 adulten Böcken. Der höhere Lebensraum macht es verständlich, dass in tieferen Lagen wenig Tiere erlegt wurden. Diese sind aber nicht leichter als Böcke aus höheren Gebieten. Der fluktuierende Verlauf der Mittelwerte (berechnet bei mindestens 6 Tieren pro Höhenstufe) wurde

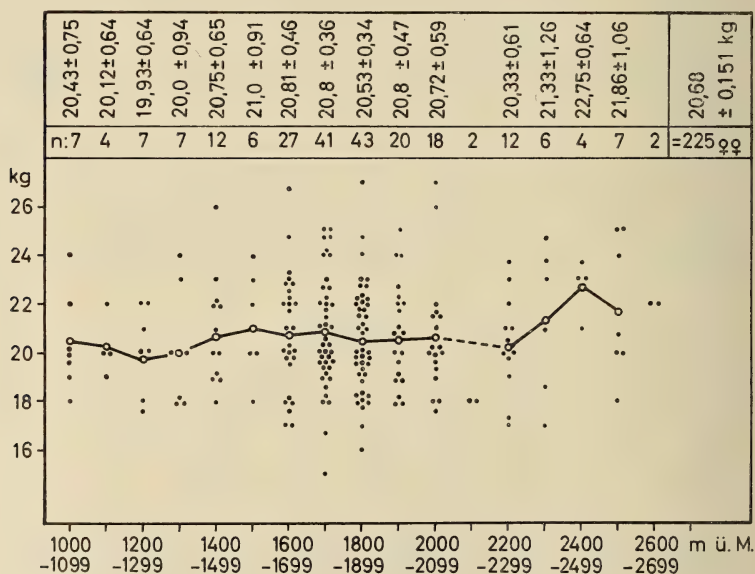


ABB. 6.

Gewichtskurve adulter Gemsgeissen bei steigender Höhe des Lebensraumes. Ordinate: Gewicht (ausgeweitet), Abszisse: Höhe über Meer (Berner Oberland).

statistisch geprüft. Einzig die Gewichts Differenz zwischen den ersten beiden Mittelwerten lässt sich sichern; wir müssen demnach auf einen horizontalen Verlauf der Kurve schliessen. Dies zeigt sich deutlich bei den Gemsgeissen (Abb. 6), wobei der Anstieg von 2200 bis 2400 m nicht gesichert ist, sondern auf zuwenig Werte zurückgeführt werden muss. Als Resultat ist demnach festzuhalten, dass die Gemse mit steigender Höhe an Gewicht nicht zunimmt, obschon sie in der Höhenstufe von 1000 bis 1500 m den gleichen Lebensraum bewohnt wie das Reh. Nach HEGG (1961) ist aber die Futterzusammensetzung der beiden Arten insofern verschieden, als die Gemse mehr krautige Pflanzen äst als das Reh.

DISKUSSION

Eine befriedigende Interpretation des in Abb. 1 gezeigten Gewichtsverlaufs mit zunehmender Höhe beim Reh ist durch die folgenden beiden Hypothesen möglich: 1. Unter 1000 m und über 1500 m sind die Aesungsverhältnisse besonders in schneereichen Wintern oft schlecht, während im Sommer genügend Kraut- und Blattäsung zur Verfügung steht. Zwischen 1000 und 1500 m dagegen besteht auch im Winter ein vielfältiges Nahrungsangebot (briefl. Mitteilungen Prof. Leibundgut, Institut f. Waldbau der ETH Zürich, Dr. Klötzli, Institut für Geobotanik der ETH Zürich). Die Nahrung würde als begrenzender Faktor eine Gewichtszunahme nach der Bergmannschen Regel in den genannten Höhenstufen verhindern oder zulassen. 2. Das Reh ist unterhalb 1000 m als Folge der ständigen Auslese durch die Jagd zu gross, eine Selektionswirkung durch die Temperatur ist erst von 1000 m an möglich. KRIEG warf schon 1936 die Frage auf, ob das Reh auf seinem Weg zum Schlüpfer seine Gewichtsverminderung und Geweihreduktion schon abgeschlossen habe, ob deshalb die jagdliche Auslese, die gekennzeichnet ist durch die Erzielung starker Tiere mit möglichst grossen Trophäen, nicht der natürlichen Selektion diametral entgegen wirke. In vorliegendem Fall neigen wir eher der ersten Möglichkeit zu, einerseits weil im Kanton Bern wegen der Patentjagd von jedem Jäger nach eigener Überlegung gejagt wird, und deshalb der Selektionsfaktor „Jagd“ kaum abzuschätzen ist (bei der Revierjagd wird eher nach einheitlichen Richtlinien gejagt),

andererseits auch deshalb, weil trotz bester Auslese keine merkliche Steigerung der Körper- und Geweihgrösse erzielt werden konnte; die oekologischen Faktoren erwiesen sich als dem jagdlichen Eingriff als überlegen.

Die vorliegenden Ergebnisse legen die Vermutung nahe, die Setzzeit finde in höheren Lagen synchron zum Mittelland statt, der Grund mag darin liegen, dass wohl die wärmere Jahreszeit später einsetzt, dass diese andererseits aber auch kürzer ist und deshalb die Setzzeit so früh als möglich stattfinden muss. Es liegen allerdings Beobachtungen vor, die zeigen, dass in Gebirgslagen auch sehr spät gesetzt werden kann: Die Wildhüter melden aus anderen Jahren noch vereinzelte trächtige Geissen im Juli sowie eine verspätete Brunftzeit, im Kanton Schwyz scheint 1965 über 1000 m Höhe die Mehrzahl der Kitze im Juni gesetzt worden zu sein (briefl. Mitteilung W. Fuchs, Ibach), bei Pontresina wurden 1963 alle beobachteten Kitze frühestens am 12. Juni gesetzt (briefl. Mitteilung F. Kurt, Zoologisches Museum Zürich), im Gebiet des Nationalparks wurden 1964 9 Geburten auf den Juni, eine einzige auf den 12. Mai datiert (briefl. Mitteilung Dr. R. Schloeth, Zerneß). Es bestehen somit starke Indizien dafür, dass die Setzzeit entgegen den Resultaten aus dem Berner Oberland 1965 in grösserer Höhe doch analog den Gewichtsbefunden temperaturbedingt ablaufen könnte. Umfangreicheres Material des laufenden Jahres wird vielleicht diese Frage abzuklären gestatten.

Der grundlegende Unterschied der Gewichtskurve bei der Gemse (Abb. 5 und 6) im Vergleich zum Reh (Abb. 1) illustriert die durch ULLRICH (1940) und KRÄMER (1966) festgestellten Unterschiede in der Standorttreue der beiden Tierarten: Während das Reh sich zeitlebens nach Möglichkeit am selben Ort aufhält und deshalb der Wirkung der örtlichen Temperatur unterworfen ist, zeigt die Gemse eine ausgeprägte Tendenz, sich vertikal in viel stärkerem Masse zu verschieben als horizontal. Extrem ausgedrückt lebt sie auf der Fallinie. Es hängt von der Tageszeit und anderen Faktoren ab, ob sich eine Gemse 500 m höher oder tiefer aufhält, wenn sie durch den Jäger erlegt wird. Alle Gemen eines Gebietes sind der Temperatur in gleichem Masse ausgesetzt, ein Gewichtsanstieg nach der Bergmannschen Regel ist deshalb nicht festzustellen. Das Resultat darf somit als Beweis für die Befunde KRÄMERS an markierten Tieren gewertet werden.

LITERATUR

- ASCHOFF, J. 1948. *Hundert Jahre Homoiothermie*. Naturwiss. 8/1948.
- BERGMANN, C. 1847. *Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grösse*. Göttinger Studien.
- HEGG, O. 1961. *Analysen von Grosswildkot aus dem Nationalpark zur Ermittlung der Nahrungszusammensetzung*. Rev. suisse Zool. 68: 156-165.
- HESSE, R. 1921a. *Das Herzgewicht der Wirbeltiere*. Zool. Jb. Abt. Zool. Physiol. 38.
- 1921b. *Über den Einfluss des Untergrundes auf das Gedeihen des Rehs*. Zool. Jb. Abt. Zool. Physiol. 38.
- 1924. *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage*, p. 392 ff. Jena.
- und F. DOFLEIN. 1943. *Tierbau und Tierleben*, Bd 2.
- KRÄMER, A. 1966. *Beobachtungen an markierten Gemen*. Transact. 7th Congress Int. Game Biologists 1965. Belgrad/Ljubljana.
- KRIEG, H. 1936. *Das Reh in biologischer Betrachtung*. Neudamm.
- KURT, F. 1966. *Zur Sozialmechanik des Rehs*. Diss. Zürich Manuskript.
- RAESFELD, F. von. 1960. *Das Rehwild*. Neubearbeitung W. Rieck (biolog. Teil) 5. Aufl. Hamburg und Berlin.
- RIECK, W. 1955. *Die Setzzeit bei Reh-, Rot- und Damwild in Mitteleuropa*. Z. Jagdwiss. 1.
- SAGESSER, H. 1966a. *Über den Einfluss des Standorts auf das Gewicht beim Reh*. Z. Jagdwiss. 12.
- 1966b. *Über die Beeinflussung des Gewichts beim Reh durch einige ökologische Faktoren (1. Teil: Temperatur)*. Transact. 7th Congress Int. Game Biologists 1965, Belgrad/Ljubljana.
- und F. KURT. 1966. *Über die Setzzeit 1965 beim Reh*. Mitt. Natf. Ges. Bern, N.F. 22.
- UECKERMANN, E. 1951. *Die Einwirkung des Standorts auf das Körpergewicht und die Gehörnbildung des Walldrehes*. Diss. Forstl. Fakultät. Univ. Göttingen, Manuskript.
- 1957. *Wildstandsbewirtschaftung und Wildschadenverhütung beim Rehwild*. Euting.
- ULLRICH, H. 1940. *Untersuchungen über die Wanderungen unseres freilebenden Haarwildes*. Deutsche Jagd, Hefte 44, 45.
-

N^o 24. **R. Schloeth**, Zerneß. — Verwandtschaftliche Beziehungen und Rudelbildung beim Rothirsch (*Cervus elaphus* L.).¹ (Mit einer Textabbildung)

Unter direkten verwandschaftlichen Beziehungen verstehen wir beim Rothirsch diejenigen zwischen dem Muttertier und ihren Nachkommen. Der Vater kennt seine Kinder nicht und ist somit nicht in der Lage, mit ihnen nähere Beziehungen anzuknüpfen als mit andern Artgenossen.

Die Lebensweise des jungen Individuums während der ersten 8-10 Monate nach der Geburt wird ausschliesslich durch die Mutter bestimmt. Ein langsames Selbständigwerden des Kalbes setzt nach dieser Periode ein, indem es allmählich einen **eigenen** Lebensrhythmus aufbaut (BUBENIK 1965). Gewöhnlich wird vom trächtigen Muttertier aus gegen den 12. Lebensmonat hin — d.h. kurz vor Geburt des neuen Kalbes — aktiv zu einer vermehrten Loslösung von der direkten mütterlichen Umgebung beigetragen. Die Tendenz zur Aufrechterhaltung intimer Beziehungen bleibt jedoch beim Jungtier noch stark und initiativ, während sie mütterlicherseits in ein eher labiles Dulden von Annäherung und Nachfolge-reaktion übergeht.

Zwei wesentliche Faktoren beeinflussen diese Vorgänge schon zu Beginn dieses wichtigen Lebensabschnittes. Der eine äussert sich dann, wenn das Muttertier nicht erneut trächtig geht, der andere betrifft das Geschlecht des halbwüchsigen Individuums: ist es weiblich, so dauern die Beziehungen zur Mutter weiter an, ist es aber männlich, so bleiben sie nur angedeutet, um dann in der Folge bedeutend rascher abgebaut zu werden.

Diese sozialen Verhältnisse beim Rothirsch sind in den allgemeineren Zügen bekannt und wurden u.a. beschrieben von LINKE (1957), EYGENRAAM (1963) und kürzlich BUBENIK (1965) an Gefangenschaftstieren. Unsere Untersuchung soll an markierten Individuen unter normalen Lebensbedingungen der freien Wild-

¹ Ausgeführt mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zu Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

bahn die Einzelheiten aufzeigen und belegen, sowie die Faktoren darstellen, welche zur Rudelbildung und -auflösung führen können. Als Grundlage dienen 16 markierte Muttertiere mit markierten Jungtieren (Individuelle Sichtmarkierung [SCHLOETH 1962]), die während 1-4 Jahren beobachtet werden konnten (12 weibl., 4 männl.). Bei der Beobachtung der markierten Familienrudel kann man leider nicht mit der gewünschten Sicherheit aussagen, gewisse Tiere seien nicht beisammen gewesen, da einzelne mitunter verdeckt sind. Als für diese Untersuchung gesicherte Beobachtung gilt somit nur wer mit Bestimmtheit registriert wurde. Das regelmässige Ausbleiben bestimmter Einzeltiere lässt nur Schlüsse empirischer Art zu.

Das erste Lebensjahr.

Bis zum Zeitpunkt der Markierung (6.-8. Monat) konnten durchwegs die normalen Mutter-Kind-Beziehungen festgestellt werden. Einzelbeobachtungen traten ganz selten auf oder waren durch andere Umstände bedingt. Mutter und Kind unterscheiden sich auf grössere Distanz individuell und stehen einander durch räumliche und soziale Beziehungen sehr nahe. Bis in den Januar hinein tritt Säugen des Kalbes auf. Geduldete intime Annäherungen sind ferner das Aufreiten und das Kopf-an-Kopf-Aesen durch das Jungtier. Lecken und Benibbeln des Kalbes seitens der Mutter tritt zu diesem Zeitpunkt nur noch selten auf.

In unseren Beobachtungen figurieren 6 Fälle, in welchen die markierte Mutter eines markierten Kalbes erneut gebär. Die Mutter der 3 männl. Kälber zeigten in 2 Fällen eine deutliche Trennung von ihren Sprösslingen von Mitte Mai an (die Geburten erfolgen in der ersten Hälfte Juni), während die 3. Mutter den ganzen Mai und bis zum 4. Juni mit ihrem Sohn zusammen festgestellt wurde. Auch bei den 3 Müttern weibl. Jungtiere konnten wir einander entgegengesetzte Beobachtungen machen. Die eine wurde im Mai noch in enger Gemeinschaft mit ihrer Tochter gesehen, später aber den ganzen Sommer über ohne sie. Die 2. wurde einmal im Mai gesehen, zusammen mit der Tochter. Als 3. Beispiel seien die Notizen über die Kuh BM. 90 mit der Tochter BM. 111 aufgeführt (13. Lebensmonat).

1.6. BM.90 und BM.111 eng zusammen mit einer Kuh. Starke Nachfolge-Reaktion von BM.111.

2.6. BM.90 und BM.111 mit einer fremden Kuh. BM.90 scheint hochträchtig.

11.6. In einem verstreuten Rudel von 23. Stk diverse Markierte u.a. die BM.90 und BM.111 nicht weit auseinander. Nach einer kleinen Flucht geht die BM.90 in den nahen Wald, kommt mit 3—5 tägigem Kalb wieder (ebenso tun es 2 weitere Kühe). Sie zieht dicht gefolgt vom Kalb und BM.111 zu dritt weiter. Beim Aesen duldet sie später BM.111 bis auf 1 m neben sich, nur beim Kopf-an-Kopf-Weiden beisst sie es einmal weg (30 Min beob.).

16.6. Auf La Schera (4 km entfernt) 3 Kühe, 1 Kalb und 2 Schmaltiere, darunter die BM.90 und BM.111 bei Fuss. Grösste Entfernung von BM.111 ca 100 m. Kein Verjagen (weitere 9 Beobachtungen auf La Schera).

Nach unseren Beobachtungen scheint die Zeitspanne der Distanzierung mit dem Jährling vor der neuen Geburt kleiner zu sein, als bisher angenommen wurde. Auch ist diese Trennung durchaus keine Regel. Bei beiden Geschlechtern stellen wir in je 3 Fällen nicht unbedeutende Variationen fest. Die nicht-trächtigen Mütter zeigten in 7 Beispielen durchwegs einen recht engen Zusammenhalt mit ihren Töchtern, während der männl. Vertreter vom April an nie mehr zusammen mit seiner Mutter gesehen wurde (12 Beobachtungen).

Das zweite Lebensjahr.

Wiederum liegen von den führenden Alttieren mit weiblichen Jährlingen für Sommer und Winter Beobachtungen beider Varianten vor. In einem Fall während des Sommer kein Zusammenhalt und im Winter erneuter Zusammenschluss, im 2. und 3. Fall bis heute die als normal angesehene soziale Grundeinheit von Mutter, Kalb und Schmaltier (Gynopädium) mit z.T. sehr häufigen Beobachtungen. In keinem der 3 Fälle mit männl. Jährlingen wurde in der Folge eine weitere Familiengemeinschaft festgestellt. Immerhin hält sich noch heute einer der Spiesser im selben Winter-einstand mit seiner Mutter auf (Sippen-Einstand), ohne ihr direkt zu folgen. Demgegenüber steht eine Beobachtung der Kuh Nr. 59 (zugleich Mutter von BM. 128) mit ihrem nicht markierten, aber an den Spiessen kurzfristig erkennbaren Sohn von 1964: bei total

31 Beobachtungen dieser Kuh wurde in 11 Fällen der Spiesser mit engem Zusammenhalt mit ihr gemeldet. Sie führte damals noch unmarkiert die BM. 128.

Bei den nicht-führenden Müttern von weibl. Jährlingen (Schmaltieren) ergaben die Beobachtungszahlen ein Verhältnis von 6:1 zugunsten des engen Zusammenhaltes. In keinem Fall lautete das Ergebnis negativ. Der einzige Sohn einer nicht-führenden Mutter hingegen wurde im 2. Lebensjahr nie mit derselben registriert.

Als sicheres Hilfsmittel zur Feststellung des Zusammenhaltes in grösseren Verbänden gilt die Beobachtung bei der Flucht: obwohl kein enger Kontakt beim Aesen zu bestehen scheint, hält der Jährling seine Mutter stets im Auge. Bei plötzlicher Flucht rennt er nicht einfach davon, sondern ist augenblicklich hinter seine Mutter eingeschwenkt, bzw. hinter deren Kalb. Geschwisterlose Schmaltiere wurden bis zum Alter von 16 Monaten beim Saugen beobachtet.

Das dritte Lebensjahr u.m.

An männlichen Nachkommen liegen bis jetzt 2 Fälle derselben markierten Kuh Nr. 24 vor. Wiewohl der eine Sohn von uns noch als Spiesser im 2. Jahr, jedoch allein, beobachtet, wanderte er aus und wurde im Herbst bei Poschiavo (ca 80 km von seiner Mutter) auf der Jagd erlegt. Ihr nächster Sohn konnte anfangs seines 3. Sommers im Einstand seiner Mutter, wenn auch in anderer Gesellschaft, gesehen werden, blieb ab seither (Juni 64) für uns verschollen. Als weiteres Beispiel sei noch der schon zitierte Sohn von Nr. 59 erwähnt: während des ganzen Sommers 1965 wurde die Nr. 59 nie mit einem Stier vom 2. Kopf zusammen beobachtet, obwohl gerade ihr Sohn im 2. Jahr so häufig mit ihr zog.

Bei den weibl. Nachkommen zeigen sich in 4 Fällen unterschiedliche Ergebnisse (die übrigen Tiere sind noch jünger). Eine junge Kuh (BM. 39) wurde sehr regelmässig mit ihrer Mutter (Nr. 35) zusammen bis zu ihrem 4. Lebensjahr beobachtet. Sie hatte selbst noch kein Kalb. Allein wurde sie viel seltener gesehen als mit der Mutter. Mit 26 Monaten saugte sie noch regulär an ihr, gleich nach deren neugeborenen Kalb! Ihr gegenüber stehen 3 junge Kühe, die nur noch ausnahmsweise im 3. Sommer und darüber hinaus

in Begleitung ihrer Mütter festgestellt wurden. Eine davon setzte im 4. Sommer ihr erstes Kalb. Vom erwarteten Verwandtenrudel mit der Mutter als Kernpunkt konnte in all diesen Fällen nichts beobachtet werden. Es bleibt somit noch abzuwarten, wie sich die Verhältnisse in den weiteren 8 bestehenden Fällen entwickeln werden.

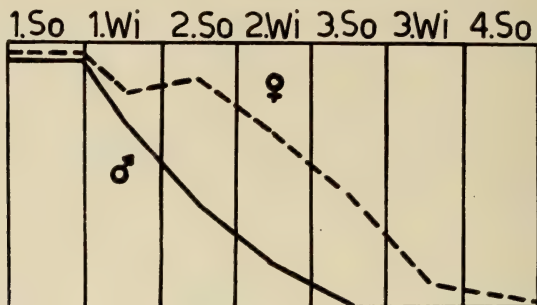


ABB. 1.

Quantitative Beobachtungen über den Zusammenhalt von markierten Hirschkühen mit ihren markierten Nachkommen bis zum 4. Lebensjahr.

Weitere verwandtschaftliche Beziehungen.

Ausser mit der Mutter — der Vater fällt ja als Partner weg — sind noch nähere soziale Beziehungen zu den Geschwistern und weiteren Blutsverwandten denkbar, die zur Rudelbildung führen könnten. Leider verfügen wir jedoch nicht über eine genügende Anzahl nachweisbar verwandter markierter Tiere, um solche Fälle belegen zu können, wie z.B. Mutter und 2 Töchter aufeinanderfolgender Jahre. Die Söhne verlassen ihre Mütter in der Regel zu frühzeitig, um später den Kontakt untereinander aufrecht erhalten zu können. Aus einigen ähnlichen Situationen wissen wir jedoch, dass auch Geschwister meistens an denselben Einständen festhalten, ohne dort besonders enge Rudelbeziehungen aufzuweisen.

Schliesslich könnte man annehmen, dass Hirschwild, das besonders als Kalb vom 7. Monat an einige Zeit in Gefangenschaft unter seinesgleichen verbracht hat, einen dauernden späteren Zusammenhalt zeigen müsste. Unsere Beobachtungen an einem Dutzend solcher Fälle aller Varianten liessen aber das Gegenteil erkennen. Nach anfänglichem Zusammenhalt zerstreuten sich die

miteinander freigelassenen Tiere in alle Richtungen. Nicht selten wandern sie sogar nach ungewöhnlichen Orten aus, wie wir mehrfach feststellen konnten. Ein nachträglicher Anschluss im engeren Sinne scheint demnach beim Rotwild in keiner Altersklasse aufzutreten.

Die Rudelbildung.

Als vorläufiges Ergebnis lassen sich die im Schweiz. Nationalpark und seiner Umgebung gewonnenen Daten zu einem Versuch zur Erklärung der Rudelbildung zusammenfassen.

Die soziale Grund-Einheit beim Rothirsch besteht aus Mutter — Kalb — Schmaltier, oder Mutter — Kalb — (ev. Spiesser). Letzterer wird im 2. Lebensjahr häufiger in anderer Gesellschaft angetroffen, als mit seiner Mutter. In etwa 50% der Beobachtungen figuriert ein weiterer weibl. Nachkomme vom 3. Lebensjahr im mütterlichen Verband, während derjenige vom 4. Lebensjahr nur selten dort anzutreffen ist. Die Grösse des Familienverbandes hängt somit stark von der Geschlechterfolge der Nachkommen-schaft ab. Bei lauter männl. Kindern wird die Mutter vorwiegend allein mit ihrem Kalb bleiben. Setzt die Mutter ein Jahr mit dem Gebären aus — was in etwa 40% der beobachteten Fälle vorkommt — geht sie meist mit ihrem Schmaltier als noch saugendes Kind oder allein.

Alleinstehende Hirschkühe werden jedoch selten allein angetroffen. Als Art mit hochentwickeltem Sozialtrieb zeigt jedes Individuum ein ganz ausgeprägtes Anschlussbedürfnis im weiteren Sinne. Die bis heute vorliegenden Ergebnisse über die Wahl der Sommer- und Wintereinstände (SCHLOETH u. BURCKHARDT 1961) zeigen, dass die weibl. Mitglieder einer Familie in der Regel streng an den Einständen festhalten, in die sie von ihrer Mutter geführt worden waren (Sippen-Einstände). Dort verbringen sie jedoch ihr vorwiegend unabhängiges Dasein, sobald sie ihr 3. Lebensjahr erreicht haben.

Wir unterscheiden somit zwischen dem reinen Mutterverband und dem Rudel, wobei der letztere Begriff als erweiterte Gemeinschaft in räumlicher und sozialer Hinsicht zu verstehen ist. Ein Hirschrudel kann demnach aus einem Mutterverband, weiteren Angehörigen der Sippe und mit-gehenden Tieren anderer Sippen oder Mutterverbände bestehen. Die Zusammensetzung und der

Zusammenhalt sind, abgesehen von der Grund-Einheit, wenig stabil. Völlig fremde Artgenossen werden ohne weiteres überall geduldet. Die männl. Nachkommen gehören selten zum Rudel um ihre Mutter. Vom 3. Lebensjahr an schliessen sie sich den reinen Männergesellschaften an, indem sie damit nicht nur den Kreis ihrer Verwandten verlassen, sondern häufig auch die Sippen-Einstände wechseln.

Ein Blick zum Rehwild — die Angaben verdanke ich einer freundlichen Mitteilung von F. KURT — zeigt recht ähnliche Verhältnisse. Die Töchter leben in engem Kontakt mit ihrer Mutter bis ins 2. Lebensjahr, dann wird durch die Geburt der neuen Kitze und die beginnende Geschlechtsreife der Töchter der Zusammenhalt abgeschwächt. Dieser ist somit um etwa 1 Jahr kürzer als beim Hirsch. Verwandte Geissen haben aber weiterhin Sprungkontakt und bewohnen ein Sippenterritorium. Die männl. Kitze verlassen die mütterliche Umgebung schon gegen Ende des ersten Lebensjahres. (s. auch BUBENIK 1965).

Die Entwicklung der Beziehungen beim weiblichen Rotwild wird noch während mehrerer Jahre weiterverfolgt werden.

LITERATUR

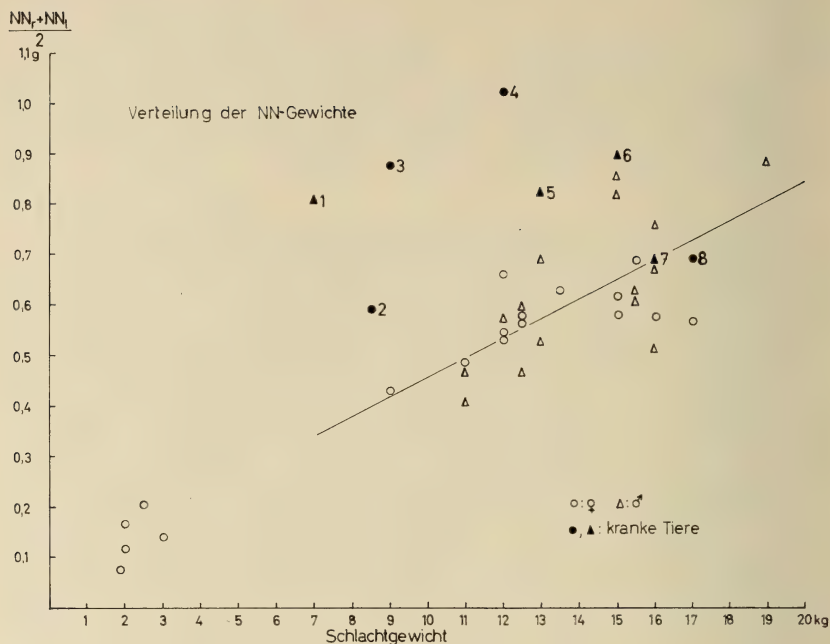
- ALTMANN, M. 1960. *The role of juvenile Elk and Moose in the social dynamics of their species*. Zoologica 45: 35-39.
- BUBENIK, A. 1959. *Grundlagen der Wildernährung*. Berlin.
- 1965. *Beitrag zur Geburtskunde und zu den Mutter-Kind-Beziehungen des Reh- (Capreolus c. L.) und Rotwildes (Cervus elaphus L.)*. Ztsch. f. Säugetierk. 30: 65-128.
- DARLING, F. 1937. *A herd of Red Deer*. London.
- EYGENRAAM, J. 1963. *Het sociale leven van edelherten (Cervus elaphus L.)*. Lutra 5: 1-8.
- LINKE, W. 1957. *Der Rothirsch. Wittenberg* (N. Brehmbücherei 129).
- RAESFELD, F. v. 1957. *Das Rotwild*. Hamburg.
- SCHLOETH, R. 1961. *Markierung und erste Beobachtungen von markiertem Rotwild im Schweiz. Nationalpark und dessen Umgebung*. Ergebn. d. wiss. Unters. im Schweiz. Nationalpark 7: 199-227.
- und D. BURCKHARDT, 1961. *Die Wanderungen des Rotwildes, Cervus elaphus L., im Gebiet des Schweiz. Nationalparks*. Revue suisse de Zool. 68: 145-156.
- 1962. *Die Sicht-Markierung — ein modernes Instrument der Wildforschung*. Schweiz. Ztsch. f. Forstwesen 5: 234-241.

No 25. **A. Wandeler.** — Ursachen der Nebennierenhypertrophie beim Reh (*Capreolus c. capreolus*). Vorläufige Mitteilung. (Mit 2 Textabbildungen)

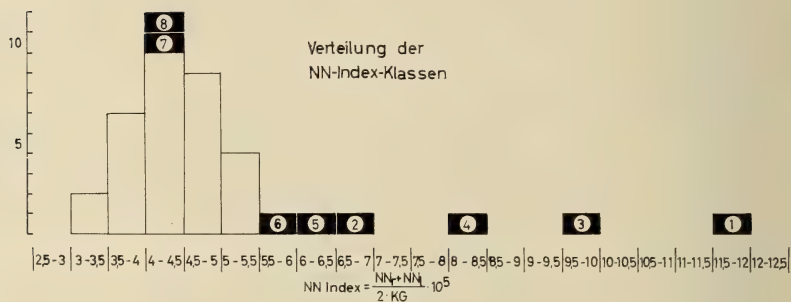
Jede Belastung eines Säugerorganismus stimuliert als Stress eine ACTH-Ausschüttung aus dem Hypophysenvorderlappen. Ein kurz dauernder Stress führt durch die ACTH-Wirkung zu einer ebenfalls kurzfristig vermehrten Ausschüttung von Corticoiden. Dies äussert sich morphologisch u.a. in einer Abnahme der Sudanophilie in der Nebennierenrinde. Bei lange dauernder oder wiederholter Belastung vergrössert sich die Leistungsfähigkeit der Nebenniere mit der Zeit, durch Vergrösserung des Organs; dabei kann die Sudanophilie, sowie Cholesterin- und Ascorbinsäuregehalt annähernd konstant gehalten werden. Die erhöhte Nebennierentätigkeit kann zuerst eine Resistenzerhöhung bedeuten, aber dann dem Organismus auch zum Verhängnis werden im Erschöpfungsstadium, bei zu lange dauernder Belastung. Dieses allgemeine Adaptationssyndrom wurde von SELYE entdeckt und benannt.

1950 diskutierte CHRISTIAN als Erster die Bedeutung des Stress für die Säugerpopulationsdynamik. Seither erscheinen am laufenden Band Arbeiten zu diesem Thema. Aus den vielen Feld- und Laboruntersuchungen lässt sich heute etwa folgendes Schema herauskristallisieren: Mit zunehmender Populationsdichte nimmt auch die Zahl sozialer Konflikte zu; diese wirken als unspezifischer Stress (social stress, stress de combat), welcher eine verminderte Fertilität und eine erhöhte Sterblichkeit durch Resistenzverminderung zur Folge hat; so wird die Population wieder auf eine normale Dichte reduziert.

Solche Untersuchungen sind vor allem an Nagern gemacht worden. Über Cerviden existiert in dieser Hinsicht wenig, trotz der grossen praktischen Bedeutung für die Wildhege. CHRISTIAN et al. (1960) fanden bei einem Massensterben von *Cervus nippon* mit der Populationsverminderung auch eine Verkleinerung der Nebennieren. BUBENIK und BUBENIK (1965) untersuchten Tiere aus dem Rheinland und Kroatien, und zeigten, dass die dichtere westdeutsche Population auch höhere Nebennierengewichte aufweist.



Anzahl
NN-Paare



Unser Material besteht aus 41 bei Hege- und Spezialabschüssen entnommenen Nebennierenpaaren, die lebensfrisch in Formalin fixiert wurden. Die Organe wurden nach der Fixierung gereinigt und gewogen. Als Nebennieren-Index geben wir den hunderttausendfachen Mittelwert der beiden Nebennierengewichte bezogen

auf das Schlachtgewicht des Tieres an. Als Schlachtgewicht bezeichnen wir das Gewicht des ausgebluteten Tieres im Fell ohne Eingeweide.

23 Tiere stammen aus dem sehr dichten Bestand um Trachselwald. Die übrigen 18 aus verschiedenen, weniger dichten Gebieten des bernischen Mittellandes. Eine dichteabhängige relative Nebennierengrösse liess sich an diesem Material, das allerdings für eine solche Untersuchung noch zu klein ist, nicht nachweisen.

In der graphischen Darstellung wurden oben die Nebennierengewichte zum Schlachtgewicht aufgetragen, darunter die Häufigkeitsverteilung von Nebennierenindexklassen dargestellt. Die kranken Rehe sind speziell gekennzeichnet und nummeriert. Die Regressionsgerade stimmt für die Gewichte adulter und subadulter, gesunder Rehe. Der Mittelwert der Indices aller gesunden Tiere beträgt 4,43, mit einer statistischen Streuung von $\pm 0,71$. Alle am oberen Rande des Schwarmes liegenden Werte stammen von kranken oder abnormalen Rehen. Über diese möchten wir kurz berichten.

Nummer 1 ist ein männliches Kitz vom 16.12.65 und Nummer 2 ist ein weibliches Kitz vom 10.2.66. Beide Tiere mussten wegen starkem Durchfall abgeschossen werden. Der bei Rehen besonders häufig im Frühling auftretende, und meist tödliche Durchfall ist weder durch Infektionen, noch durch Vergiftungen verursacht. Als Grund wird häufig der Nahrungswechsel im Frühling und ein Mangel an Oligoelementen angegeben (BOUVIER, BURGISSER und SCHNEIDER, 1958). Es ist schon mehrmals, auch durch unsere Wildhüter, bemerkt worden, dass dieser Durchfall in zu dicht besiedelten Gebieten besonders häufig ist. Ob es sich um einen echten Crowding-Effekt handelt, ist bisher nicht untersucht. Wir wissen aber von SELYE und anderen, dass der Magendarmtrakt auf jede Art von Stress empfindlicher reagiert als andere Organe, im besonderen mit der Bildung von Ulcera und Durchfall. Bei diesen beiden Tieren haben sich auch Ulcerationen im Dünndarm gefunden. Beide haben auch vergrösserte Nebennieren. Der Kitzbock hat einen Index von 11,50 und die Kitzgeiss einen solchen von 6,98, bei einem normalen Durchschnitt von $4,43 \pm 0,71$. Ob jedoch der Durchfall durch die Nebennierenhypertrophie verursacht ist, oder ob sich die Nebennieren in Folge der Krankheit vergrösserten, lässt sich in diesem Fall nicht bestimmen.

Nummer 3, ein Schmalreh, wurde am 6.8.65 wegen Durchfall und Kachexie mühelos eingefangen. Wenige Stunden darauf verschied es. Bei der Sektion fand sich ein 1,2 kg schwerer Mediastinaltumor mit Metastasen in allen retroperitonealen Lymphknoten. Die Geschwulst erwies sich als Lymphocytom. Das Schlachtgewicht betrug nur noch 9,0 kg. Trotz seiner Schwäche und einem hypoplastischen Geschlechtsapparat war das Reh seit Beginn der Brunst bis zu seinem Einfang von einem Bock begleitet. Der Mittelwert der beiden Nebennierengewichte ist 0,88 g, das ist der dritthöchste von uns bestimmte Absolutwert. Der Index von 9,77 ist nicht sinnvoll, da das Schlachtgewicht nicht der Grösse des Tieres entspricht. Doch ist die Vergrösserung der Nebennieren eindeutig, und sicher durch die Krankheit verursacht.

Nummer 4 wurde ebenfalls wegen starkem Durchfall am 18.10.65 abgeschossen. Es handelt sich um ein 7-jähriges Weibchen mit starken Rosenstöcken und einem Tumor auf dem zerstörten linken Jochbogen. Der absolute Gewichtsmittelwert der beiden Nebennieren ist mit 1,02 g der grösste von uns gemessene; der Index beträgt 8,35. Ob und wie die verschiedenen Phänomene miteinander verknüpft sind, ist unklar.

Nummer 5, ein Bock, wurde sterbend, mit gebrochenen Schneidezähnen, in einem Felde aufgefunden. Die, wahrscheinlich durch einen Autounfall verursachte Verletzung, verhinderte das Tier am Fressen. Der Magendarmtrakt fand sich bei der Sektion auch praktisch leer. Die Erschöpfung und eine mögliche Hirnerschütterung sind die wahrscheinliche Todesursache. Histologisch findet sich in den Nebennieren ein stärkerer Schwund an sudanophilem Material. Der Index beträgt 6,32, d.h. die Nebennieren sind leicht vergrössert (schwach gesichert), trotzdem das Tier nicht chronisch erkrankt, sondern nur kurze Zeit der Stresswirkung ausgesetzt war.

Nummer 6 wurde am 20.8.65 als Schadbock abgeschossen. Er hat im Juli und August in einem Obstgarten täglich fegend und schlagend beträchtlichen Schaden angerichtet. Durch sein abnorm weit ausladendes Geweih war der Bock leicht zu erkennen und dem Wildhüter als sozial inferiores Tier bekannt. Nach HENNIG (1962) und KURT (1965) schlagen vor allem schwächere, d.h. sozial inferiore Tiere. Nebst diesem Verhalten hatte das 6-jährige Tier für die Brunstzeit unterdurchschnittlich kleine Hoden mit einer relativ schwachen Spermiogenese. Die Nebennieren sind leicht vergrössert

(schwach gesichert); der Index beträgt 5,97. In diesem Falle ist es möglich, dass es sich um eine Auswirkung des sozialen Druckes handelt.

Nummer 7 wurde mit leichten Bissverletzungen im Wundbett erschöpft aufgefunden und durch den Wildhüter abgeschossen. Die Nebennieren sind nicht vergrößert — der Index beträgt 4,32 — zeigen aber einen leichten Schwund an sudanophilem Material.

Nummer 8 hat normal grosse und auch histologisch unveränderte Nebennieren. Diese Geiss wurde am 16.2.66 wegen sehr schlechtem Fell abgeschossen. Die Flanken des Tieres waren ganz grau und die brüchigen Haare bis auf wenige Millimeter abgeschabt. Ektoparasiten fanden sich keine. Die Milchdrüsen waren noch aktiv, doch war die Geiss in der letzten Zeit nie mit einem Kitz beobachtet worden.

Zusammenfassend kann man sagen, dass in einigen Fällen die Nebennierenhypertrophie sicher als Folge der Krankheit auftrat und nicht umgekehrt. In allen übrigen Fällen lässt sich über die kausale Veränderung streiten. Sicher ist, dass auch in dichten Gebieten ein sozialer Stress nur bei wenig Tieren so wirksam wird, dass er sich auch morphologisch an einzelnen Individuen nachweisen lässt. Wahrscheinlich reagieren beim Reh nur die sozial inferiorsten mit einer sichtbaren Nebennierenvergrößerung, wie der beschriebene Fall 6. Wir glauben, man sollte der Frage nach der primären Ursache der Nebennierenvergrößerung in dichten Populationen noch mehr Beachtung schenken. Es gibt ja bei hoher Dichte, ausser dem sozialen Druck, noch andere Faktoren, die ebenso als Stressoren auftreten können. Mangel an bestimmter Nahrung, vermehrte gegenseitige Ansteckung usw., können vermehrt zu Krankheiten führen, die ebenso oder noch stärker nebennierenvergrößernd wirken als soziale Konflikte.

LITERATUR

- BARNETT, S. A. 1964. *Social stress*. Viewpoints in Biology 3, 170-218.
BOUVIER, G., H. BURGISSER et P. A. SCHNEIDER. 1958. *Les maladies des ruminants sauvages de la Suisse*. Inst. Galli-Valerio, Lausanne.

- BUBENIK, G. A. and A. B. BUBENIK. 1965. *Adrenal glands in roe-deer (Capreolus capreolus L.)* 7th Congr. IUGB, Belgrade and Ljubliana.
- CHRISTIAN, J. J. 1963. *Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth.* in W. V. MAYER and R. G. VAN GELDER, *Physiological mammalogy*. Acad. Press, N.Y.
- V. FLYGER and D. E. DAVIS. 1960. *Factors in mass mortality of a herd of sika deer.* Chesapeake Sci. 1, 1960.
- HENNIG, R. 1962. *Über das Revierverhalten der Rehböcke.* Z. Jagdwiss. 8, 1962.
- KURT, F. 1965. *Einige Beobachtungen über die Sozialstruktur, das Sozialverhalten und die Populationsdynamik bei Schweizerischen Rehpopulationen.* 7th Congr. IUGB, Belgrade and Ljubliana.
- SELYE, H. 1950. *Stress.* Acta Inc., Montreal.

N^o 26. **Bernhard Nievergelt**, Zürich. — Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (*Capra ibex* L.). (Mit 5 Tabellen.)

EINLEITUNG

In mehreren schweizerischen Gehegen werden Steinböcke gehalten und mit Erfolg gezüchtet. Da die Setzzeiten für jede Geiss regelmässig notiert werden, lassen sich die Daten statistisch auswerten und dabei wertvolle Auskünfte über die Fortpflanzungsverhältnisse dieser Tierart gewinnen. Bei der vorliegenden Untersuchung stützte ich mich auf die Zuchtbücher der Gehege Langenberg (1949-1965), Harder (1915-1947) und Peter und Paul (1952-1965, neue Zucht, vgl. BISCHOFBERGER 1959), auf die jährlichen Berichte von R. Tschirky, Wildhüter der Freikolonie an den Grauen Hörnern, sowie auf eigene Beobachtungen¹. Die Daten für den Tierpark Dählhölzli entnahm ich MEYER-HOLZAPFEL (1958).

¹ Ich danke den Herren K. Oldani (Zürich), Dr. M. Dauwalder (Interlaken), Dr. W. A. Plattner (St. Gallen) und A. Kuster (Bern), dass sie mir die Akten zur Verfügung gestellt haben.

METHODE DER AUSWERTUNG

Um die Setzdaten rechnerisch auswerten zu können, nummerierte ich die Tage vom 1. April an fortlaufend. Das ergab z. B.: 1. April = 1, 20. April = 20, 1. Mai = 31, 1. Juni = 62, 1. Juli = 92. Das zusammengestellte Zahlenmaterial prüfte ich mit der von LINDER (1960) beschriebenen, einfachen Streuungszerlegung nach R. A. Fisher. Ich verwendete die Setzzeiten nur dann, wenn die geborenen Kitze lebensfähig waren, d.h. wenn sie wenigstens drei Tage gelebt hatten. Bei Zwillingsgeburten wurden die Daten einfach gezählt.

DIE SETZZEIT IN VERSCHIEDENEN GEHEGEN

In den vier untersuchten Gehegen beobachtete man Steinbockgeburten vom 30. April bis 8. September, die meisten von Ende Mai bis anfangs Juni. Ueber die mittleren Setzzeiten pro Gehege gibt Tabelle 1 Auskunft.

TABELLE 1.

Mittlere Setzzeiten in vier Gehegen.

	Mittlere Setzzeit		Anzahl Geburten N
	Durchschnitt (arithm. M.)	Zentralwert (Median)	
Langenberg 1949-1965	22. Mai (51,53)	17. Mai (47,1)	47
Dählhölzli 1940-1957	31. Mai (61,4)	31. Mai (61,1)	25
Harder 1915-1942	8. Juni (69,08)	5. Juni (66,2)	133
Peter und Paul 1952-1965	9. Juni (70,36)	5. Juni (66,1)	91

Zunächst wurde geprüft, ob die durchschnittlichen Setzzeiten in den vier Wildparks wesentlich voneinander abweichen. Die Streuungszerlegung ergab:

Streuung zwischen den

Gehegen (DQ) 4452,077 Freiheitsgrad 3

Streuung innerhalb der

Gehege (DQ). 232,416 Freiheitsgrad 292

Das Verhältnis der Durchschnittsquadrate (DQ) liegt mit $F = 19,16$ weit ausserhalb der Sicherheitsschranken (für $n_1 = 3$, $n_2 = 300$: $F_{0,01} = 3,85$); es bestehen somit signifikante Unterschiede. Mittels t-Test wurde hierauf errechnet, zwischen welchen Gehegen sich die Setzzeiten gesichert unterscheiden. In der Tabelle 2 sind die Ergebnisse zusammengestellt.

TABELLE 2.

Signifikanz des Unterschiedes beim paarweisen Vergleich der durchschnittlichen Setzzeiten

Verglichene Gehege	t	Signifikanz (FG = 292) P <
Langenberg und Dählhölzli	2,615	0,01
Harder	6,781	0,01
Peter und Paul	6,877	0,01
Dählhölzli und Harder	2,309	0,05
Peter und Paul	2,604	0,01
Harder und Peter und Paul	0,621	—

Im Langenberg setzen die Steingeissen am frühesten. In diesem Wildpark ist auch die Fortpflanzungsleistung ausserordentlich gross. Etwa die Hälfte der Geissen beginnen bereits mit zwei Jahren zu setzen (vgl. NIEVERGELT 1966), und der Anteil der beim Steinbock sonst seltenen Zwillingsgeburten übertrifft die andernorts gefundenen Werte bei weitem (Einzelgeburten/Zwillingsgeburten = 39/17). Vermutlich trägt die reiche Fütterung wesentlich zu diesen günstigen Verhältnissen bei, die sich nun anscheinend auch in der extrem frühen Setzzeit spiegeln. Die Setzzeiten in den Zuchtgehegen Harder und Peter und Paul stimmen am besten überein mit den Zeiten in den Freikolonien. Nach meinen Beobachtungen in verschiedenen Bündner und Berner Kolonien werden die meisten Kitze zwischen dem 5. und 20. Juni gesetzt. Geringe Unterschiede zwischen den einzelnen Kolonien sind wahrscheinlich. Als Setzzeit wird von den folgenden Autoren angegeben: RAUCH (1937): Juni; BAUMANN (1949): Anfang Juni-Anfang Juli; VAN DEN BRINK (1956): Juni; COUTURIER (1962): hauptsächlich 1.-15. Juni.

In der Tabelle 1 fällt im weiteren auf, dass sämtliche Durchschnitte höher ausfielen als die Zentralwerte, was bedeutet: mehr als die Hälfte der Werte sind niedriger als das arithmetische Mittel, die Streuung ist nach oben grösser. In der Tat fielen bei der Addition eine Anzahl extrem verspäteter Geburten stark ins Gewicht und erhöhten die Durchschnitte über die Zentral- und Gipfelwerte hinaus. Der Zentralwert ist in diesem Fall als besserer Erwartungswert für die einzelne Geburt zu betrachten. Die geschilderte, asymmetrische Verteilung der Setzdaten weist daraufhin, dass der Steinbock wie die Hausziege (ASDELL 1964) saisonmässig polyoestrisch sein dürfte. Dr. D. Burckhardt (unveröffentlicht) vermutet dies ebenfalls, da er auch nach der eigentlichen Brunftzeit sporadisch Brunftbetrieb sah. Eigene Feldbeobachtungen ergaben dasselbe Bild. Anscheinend können nicht-begattete Geissen wiederum in Oestrus kommen, bei den Böcken Brunftverhalten auslösen, und, falls sie befruchtet werden, um eine oder mehrere Oestrusphasen verspätet setzen. Nach ASDELL (1964) dauert ein Oestruszyklus bei der Hausziege um 21 Tage. Im Harder und Peter und Paul scheint sich nun wirklich etwa 21 Tage nach dem Zentralwert (5. Juni) eine geringe Häufung abzuzeichnen, indem vom 18.-23. Juni nur 3, vom 24.-29. Juni dagegen 14 Geburten festgestellt wurden. COUTURIER (1962) schreibt allerdings, dass die Steingeiss monoöstrisch sei.

DIE SETZZEIT BEI VERSCHIEDENEM MUTTERALTER

Gruppiert man die Setzdaten nach dem Alter der Muttertiere, ergeben sich für den Alpenwildpark Harder die in Tabelle 3 zusammengestellten durchschnittlichen Setzzeiten.

Die einfache Streuungszerlegung lautet in diesem Fall:

Streuung zwischen den		
Altersklassen (DQ) . .	728,480	Freiheitsgrad 11
Streuung innerhalb der		
Altersklassen (DQ) . .	150,482	Freiheitsgrad 121

Das Verhältnis der Durchschnittsquadrate liegt mit $F = 4,841$ ausserhalb der Sicherheitsschranken (für $n_1 = 11$, $n_2 = 100$: $F_{0,01} = 2,43$): es bestehen somit signifikante Unterschiede zwischen

TABELLE 3.

Alpenwildpark Harder, durchschnittliche Setzzeit pro Mutteralter.

Alter der Muttertiere	Durchschnittliche Setzzeit	Anzahl Geburten
2	17. Juli (107,5)	4
3	12. Juni (73,13)	16
4	7. Juni (67,6)	15
5	6. Juni (67,33)	15
6	11. Juni (71,85)	13
7	4. Juni (64,76)	17
8	6. Juni (66,77)	13
9	4. Juni (64,88)	16
10	5. Juni (65,7)	10
11	3. Juni (64)	6
12	3. Juni (63,75)	4
13	21. Juni (81,5)	4

den Altersklassen. Der paarweise Vergleich der durchschnittlichen Setzzeiten einiger Altersklassen ergab die in Tabelle 4 angegebenen Sicherungen.

TABELLE 4.

Wildpark Harder. Signifikanz des Unterschiedes beim paarweisen Vergleich der durchschnittlichen Setzzeiten einiger Altersklassen.

Verglichene Altersklassen	t	Signifikanz (FG = 121)
2 und 3	5,01	$P < 0,01$
3 und 4	1,25	$P \approx 0,2$
12 und 13	2,05	$P < 0,05$

Es geht hervor: Die jüngsten sowie die ältesten Geissen setzten im Wildpark Harder ihre Kitzen signifikant später. Für die übrigen Wildparks standen weniger Daten zur Verfügung, weshalb die Durchschnitte für je zwei Altersklassen ermittelt wurden. Bei der Ausrechnung liess ich die folgenden verspäteten Geburten weg: 30. Juni, 2. Juli, 25. Juli im Langenberg, sowie 30. Juli, 23. August, 25. August und 8. September im Peter und Paul. Die erhaltenen Werte sind in Tabelle 5 zusammengestellt.

TABELLE 5.

Durchschnittliche Setzzeit pro Mutteralter in den Wildparks Langenberg, Dählhölzli und Peter und Paul.

Alter der Muttertiere	Langenberg	Dählhölzli	Peter und Paul
2/3	20. Mai (50,11)	3. Juni (63,57)	9. Juni (70,25)
4/5	20. Mai (49,57)	1. Juni (62,14)	6. Juni (67,41)
6/7	17. Mai (47,33)	2. Juni (62,60)	5. Juni (65,82)
8/9	13. Mai (43,13)	1. Juni (62,25)	5. Juni (66,47)
> 9	22. Mai (51,5)	24. Mai (53,5)	4. Juni (65,33)

Auch in diesen Gehegen setzen die jungen Geissen offenbar später; ein erneutes spätes Setzen im Alter ergab sich aber nur im Langenberg. Daneben zeichnet sich die auch im Harder erkennbare Tendenz ab, dass sich der Zeitpunkt der Geburt mit steigendem Alter der Muttertiere allmählich vorverschiebt. Ich prüfte diese Regel bei sämtlichen Geissen, indem ich ein + setzte, wenn in der Reihenfolge der Geburten das nächste Kitz tatsächlich früher, ein —, wenn es später geboren wurde als das vorjährige. Das Verhältnis der +/— = 123/83 weicht gesichert von 1:1 ab ($P < 0,01$), was anzeigt, dass die fragliche Tendenz tatsächlich bestehen dürfte. Sie zeigt sich unerwartet deutlich auch im folgenden Beispiel aus der Kolonie an den Grauen Hörnern: Nach Rückfällen bestand sie im Jahre 1942 nur noch aus einem Bock und einer Geiss, die von Wildhüter R. Tschirky jedoch regelmässig überwacht wurden. Die 1936 oder 1937 geborene Geiss beobachtete Tschirky an den folgenden Daten jeweils erstmals mit einem Kitz: 20.6.1943, 14.6.1945, 7.6.1946, 29.5.1947, 28.5.1948, 23.5.1949. Die 1943 geborene Geiss: 26.6.1946, 18.6.1947, 5.6.1948. Nach CHEATUM and MORTON (1946) setzen auch beim Weisswedelhirsch die jungen Weibchen nach den älteren, ausserdem werden regionale Unterschiede beschrieben.

Neben der Setzzeit variiert in den untersuchten Gehegen auch die Zwillingshäufigkeit mit dem Alter der Muttertiere. Das Verhältnis Zwillingsgeburt/Einzelgeburt, zusammengefasst für Langenberg, Peter und Paul und Harder, beträgt

für 2- und 3-jährige Geissen	0,06
für 4- und 5-jährige Geissen	0,11
für 6- und 7-jährige Geissen	0,18
für 8- und 9-jährige Geissen	0,23
für über 9-jährige Geissen	0,13

Es ergibt sich die folgende Beziehung: Mit steigendem Alter setzen die Geissen häufiger Zwillinge, und der Zeitpunkt der Geburt ist früher. Bei sehr alten Geissen sinkt die Zwillingshäufigkeit wiederum, und sie setzen meistens später.

DISKUSSION

Bei den Unterschieden in der Setzzeit, die sich beim Vergleich verschiedener Gehege ergaben, handelt es sich zweifellos um einen reinen Einfluss der Umwelt, verhielten sich doch versetzte Tiere stets „ortsgemäss“. Auch die folgende Begebenheit weist darauf hin: In den Jahren nach 1942 mangelte es im Wildpark Harder an gutem Futter; zum Beispiel fehlte das Kraftfutter (Jahresberichte des Alpenwildparkvereins Interlaken-Harder). Die Nachwuchsrate ging zurück, der Haarwechsel war verzögert, das Gehörnwachstum anscheinend verlangsamt (vgl. NIEVERGELT 1966), und die Geissen setzten durchschnittlich erst am 6. Juli; keine vor dem 11. Juni (Anzahl Geburten: 9). Es überrascht, dass sich die Setzzeit in diesem Ausmass verschieben kann, denn, wie Dr. D. Burckhardt (unveröffentlicht) schreibt: „Der Zeitpunkt der Geburt ist für Alpentiere äusserst wichtig. Werden die Jungen zu früh geboren, so kommen sie durch Schnee und Kälte um, bei zu späten Geburten können die Jungtiere nicht genügend wachsen, um den harten Bergwinter zu überstehen.“ Vorausgesetzt, dass die Tragzeit weitgehend konstant ist, bedeuten die Schwankungen in der Setzzeit offenbar: äussere Bedingungen vermögen den Eintritt in die Brunft zu beschleunigen oder zu verzögern. Immerhin sind die Schwankungen bei mittleren Umweltverhältnissen gering. Auf Grund der dargelegten Befunde liegt es nahe, dass für den Beginn der Brunft und damit für das Setzen die Kondition der Tiere eine massgebende Rolle spielt.

Da die Kondition eines Tieres durch die einwirkende Umwelt wie auch durch das Lebensalter entscheidend beeinflusst wird, lassen

sich mit dieser Interpretation die Ergebnisse zwangslos erklären. Bei "schlechter" Kondition ist die Setzzeit spät (Harder nach 1942, junge und sehr alte Geissen) bei "guter" Kondition früh (optimale Futterverhältnisse im Langenberg, mittlere bis alte Geissen). Der Zusammenhang mit der Zwillingshäufigkeit stützt diese Deutung.

Frühe Setzzeiten und häufig Zwillinge, wie es im Langenberg erreicht wird, dürften wohl nur mit auserlesener Fütterung zu erreichen sein. In Freikolonien sind solche Bedingungen nirgends realisiert. Es ist eine Ermessensfrage, ob in Gehegen die günstigsten oder naturnächsten Verhältnisse anzustreben sind.

ZUSAMMENFASSUNG

In den Wildparks Langenberg, Dählhölzli, Harder und Peter und Paul setzen die Steinböcke nicht zur gleichen Zeit: am frühesten im Langenberg, etwas später im Dählhölzli, noch später im Harder und Peter und Paul. Viele gegenüber dem Mittelwert verspätete Geburten weisen daraufhin, dass die Steingeiss saisonmässig polyoestrisch ist. Die Setzzeit variiert auch mit dem Alter der Muttertiere. Junge wie auch sehr alte Geissen setzen am spätesten. Es zeigt sich der Zusammenhang, dass bei früher Setzzeit auch die Zwillingshäufigkeit grösser ist. Im Harder war bei ungünstigen Futterbedingungen die Setzzeit verspätet. Es wird interpretiert: die Kondition der Tiere beeinflusst die Brunft- und Setzzeit.

RÉSUMÉ

Les bouquetins ne mettent pas bas tous en même temps dans les différents parcs. Les naissances les plus précoces ont lieu au Langenberg, puis au Dählhölzli, enfin au Harder et au Peter und Paul. Un nombre important de naissances tardives indique que le bouquetin est polyoestral. L'époque de la mise-bas varie aussi avec l'âge des femelles. Les jeunes ainsi que les très vieilles femelles mettent bas plus tard. Il est démontré de plus que la fréquence des naissances de jumeaux est plus grande lors des mises-bas précoces. Au Harder, lorsque la nourriture n'était pas appropriée, l'époque des naissances était retardée. En conclusion, l'état physique des animaux influence l'époque du rut et de la mise-bas.

SUMMARY

Female ibexes do not drop their kids at the same time in the various animal parks. The earliest births are at Langenberg, then at Dählhölzli and finally at Harder and at Peter and Paul. Numerous late births indicate that ibexes are polyoestral. The time at which the females give birth also varies with the age. The youngest and the very old females give birth the latest. It has also been observed that the frequency of twins is greatest when births occur early. At the Harder, when the food was inappropriate, the birth period was delayed. In conclusion, the physical state of the animals influences the rutting period and therefore the time of birth.

LITERATURVERZEICHNIS

- ASDELL, S. A. 1964. *Patterns of Mammalian Reproduction*. 2. Ed. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- BAUMANN, F. 1949. *Die freilebenden Säugetiere der Schweiz*. H. Huber, Bern.
- BISCHOFBERGER, A. 1962. *30 Jahre Parktierarzt*. Niederschrift einer Plauderei gehalten an der Hauptversammlung vom 4. Mai 1959 der Wildpark-Gesellschaft Peter und Paul.
- BRINK, F. H. van den. 1956. *Die Säugetiere Europas*. Parey, Hamburg-Berlin.
- CHEATUM, E. L. and MORTON, G. H. 1946. *Breeding season of white-tailed deer in New York*. J. Wildl. Management, Vol. 10, No. 3.
- COUTURIER, M. A. J. 1962. *Le Bouquetin des Alpes*. Edit. par l'auteur, Grenoble.
- LINDER, A. 1960. *Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure*, 3. Aufl., Birkhäuser Verlag Basel und Stuttgart.
- MEYER-HOLZAPFEL, M. 1958. *Bouquetins en captivité*. Mammalia, t. 22 (1). Paris.
- NIEVERGELT, B. 1966. *Der Alpensteinbock (Capra ibex L.) in seinem Lebensraum. Ein oekologischer Vergleich*. Mammalia depicta, Verlag Paul Parey, Hamburg.
- RAUCH, A. 1937. *Der Steinbock wieder in den Alpen*. Orell Füssli, Zürich.
-

Nº 27. **W. Huber, U. Graf und I. Wandeler**, Bern. —
Zur Biometrie des Säugetierschwanzes (Vorläufige
Mitteilung). (Mit 14 Textabbildungen)

1. FRAGESTELLUNG

Der Säugetierschwanz, der von dem einheitlich gestalteten Reptilienschwanz abzuleiten ist, zeigt in bezug auf die relative Länge und die Zahl der Wirbel eine kaum noch zu überbietende Formenmanigfaltigkeit. Ihr steht eine grosse Zahl verschiedener Schwanzfunktionen gegenüber, die schon wiederholt Gegenstand biologisch-anatomischer Untersuchungen gewesen ist. So hat z.B. JULITZ (1909) die Osteologie und Myologie des Greifschwanzes beim Wickelbär (*Cercoleptes caudivolvulus*) beschrieben und seine Anpassung an das Baumleben zu erfassen versucht. In neuester Zeit studierte ANKEL (1962) die Skelettmorphologie des Greifschwanzes südamerikanischer Affen (*Platyrrhina*). Auf der anderen Seite sind auch die Schwanzfunktionen vieler Säugetiere ohne Berücksichtigung biologisch-anatomischer Fragestellungen beschrieben und analysiert worden. So z.B. von HORNER (1954) vergleichend und experimentell bei Nagern der Gattung *Peromyscus*, von denen sich einige Arten an das Baumleben angepasst haben und dabei den Schwanz als Balancierorgan gebrauchen. BOPP (1954) hat wohl als erster eine biologische Systematik der Schwanzfunktionen bei den Wirbeltieren versucht. Er konnte dabei zeigen, wie vielfältig neben den wohl primären mechanischen die vegetativen, die animalischen und die psychischen Schwanzfunktionen besonders bei den Säugern sind.

Bei der biologisch-anatomischen Betrachtung des Säugetierschwanzes standen bisher die mechanischen Erfordernisse im Vordergrund. Dies in der richtigen Annahme, dass sie sich am ehesten oder am stärksten im Bau und in der Zahl der Wirbel auswirken. Da jedoch ein Vergleich auf breiter Basis nicht möglich war, blieb die Zuordnung einer bestimmten Funktion zu bestimmten Formeigentümlichkeiten wohl in vielen Fällen zu einseitig. Wie BOPP (l.c.) zeigen konnte, dienen die Säugetierschwänze meist

verschiedenen Zwecken und so ist damit zu rechnen, dass ihre Morphologie vieldeutig ist.

Beobachtungen an verschiedenen Schwanzskeletten zeigten uns, dass die Wirbellängen von proximal nach distal in gesetzmässiger Weise zu oder abnehmen. Es lag daher nahe, die "Wirbelgradienten" biometrisch zu fassen und zu versuchen, sie mit bestimmten Schwanzfunktionen zu korrelieren. Dabei waren wir uns klar darüber, dass mit der Wirbellänge nur ein Merkmal erfasst wird, eines, von dem wir zunächst nicht wissen konnten, ob es sich für die Aufdeckung funktioneller Zusammenhänge eignen würde. Weiter fehlt bei unserer Untersuchung die Relation zwischen Schwanzlänge und der Länge der ganzen Wirbelsäule, die funktionell erheblich sein könnte. Untersuchungen in dieser Richtung sind geplant.

2. MATERIAL UND METHODE

Wir haben bisher 30 Schwanzskelette aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Bern und 50 Schwanzskelette aus der Sammlung des Anatomischen Instituts der Universität Bern gemessen. Davon sind 51 in dieser Mitteilung verwertet.

Die Länge der einzelnen Wirbel wurde mit der Schieblehre an den Wirbelkörpern bestimmt. Zunächst versuchten wir, die absoluten Messwerte graphisch darzustellen (Abszisse: Wirbelnummern von proximal nach distal, Ordinate: zugehörige Wirbellängen). Die so erhaltenen Graphika waren wegen der sehr unterschiedlichen Schwanz bzw. Wirbellängen schwer lesbar. Deshalb errechneten wir die relativen Wirbellängen und wählten als Bezugsgrösse jeweils den längsten Schwanzwirbel ($= 100\%$). Als Schwanzwirbel No. 1 bezeichnen wir den ersten freien Wirbel hinter den miteinander verwachsenen Sacralwirbeln. Diese Definition des ersten Schwanzwirbels ist vergleichend-anatomisch gesehen etwas problematisch, funktionell-anatomisch jedoch vertretbar.

Unserer Fragestellung entsprechend gedachten wir zunächst Schwänze mit gleicher Funktion zusammenzufassen. Es zeigte sich jedoch bald, dass dies nicht möglich ist, einmal, weil keine umfassende biologische Systematik der Schwanzfunktionen existiert und unsere Kenntnisse nicht ausreichten, eine solche zu entwerfen, dann aber auch, weil sich das von uns gewählte Kriterium der Wirbellänge für eine funktionelle Betrachtung nur bedingt als

brauchbar erwies. So entschlossen wir uns zu einer Gruppierung der Messresultate nach der zoologischen Systematik. Bei den Rodentia trennten wir ferner aus Gründen der Übersichtlichkeit nach dem Kriterium der Schwanzlänge. Leider fehlten bei einzelnen Präparaten die distalen Schwanzwirbel. Wie wir sehen werden, ist dieser Mangel für unsere Betrachtung nicht wesentlich. Einzelne Kurven zeigen in ihrem Verlauf Unregelmässigkeiten, die höchst wahrscheinlich auf falsche Montage der Schwanzkelette zurückzuführen sind. Wir haben sie nur korrigiert, wenn der Fehler offensichtlich war. Um Unregelmässigkeiten sicher beurteilen zu können, müsste man von der gleichen Tierart oder von der gleichen Gattung mehrere Wirbelsäulen untersuchen können. Die Kurven sind also auf Grund der relativen Wirbellängen gezeichnet. Bei jeder Kurve bzw. Tierart ist die absolute Länge des grössten Wirbels vermerkt, sodass die realen Schwanzdimensionen doch beurteilt werden können.

3. ERGEBNISSE

Die Abbildung 1 gibt die Charakteristik der relativen Schwanzwirbellängen von vier Beuteltieren. Es zeigt sich bei allen die gleiche Gestzmässigkeit. Die relativen Längen des ersten Wirbels liegen zwischen 45—60% des Maximalwertes, der beim 6.—8. Wirbel erreicht wird. Darauf fällt die Wirbellänge bis auf 20—30% des Maximalwertes ab. Der Abfall verläuft dabei umso steiler, je weniger Schwanzwirbel vorhanden sind, kann also direkt nicht funktionell gedeutet werden. Wir halten fest, dass sich die Stützfunktion des Känguruhschwanzes in den relativen Wirbellängen nicht ausdrückt, ebensowenig wie die Funktion des Schwanzes als Halteorgan beim Opossum (*Didelphys marsupialis*). Unregelmässigkeiten wie der Längenabfall zwischen dem ersten und dem zweiten Wirbel beim Bennetkänguruh (*Macropus bennetti*) oder die Längenzunahme zwischen den Wirbeln 19 und 20 beim Opossum vermögen wir nicht zu deuten. Der erste ist, wie aus dem Vergleich mit dem Riesenkänguruh (*Macropus giganteus*) hervorgeht, nicht funktionell zu verstehen, bei der zweiten dagegen dürfte dies zutreffen. Aus dem Vergleich des so unterschiedlichen Schwanzgebrauches beim Känguruh einerseits und der Beutelratte (*Didelphidae*) ergibt sich, dass die für Beuteltiere offenbar verbindliche Charakteristik der Wirbellängen für den Stützschwanz eines biped hüpfen-

den Tieres ebenso geeignet ist wie für den Wickelschwanz eines Baumbewohners. Die Schwanzwirbel erscheinen, was ihre Länge angeht, als stabile Einheiten, die ganz verschiedenen funktionellen Erfordernissen gerecht werden. Bei den Känguruhs drückt sich die Stützfunktion des Schwanzes dagegen in der mächtigen Entwicklung der Muskulatur und der entsprechenden Vergrößerung ihrer Ansatzflächen besonders an den proximalen Wirbeln aus.

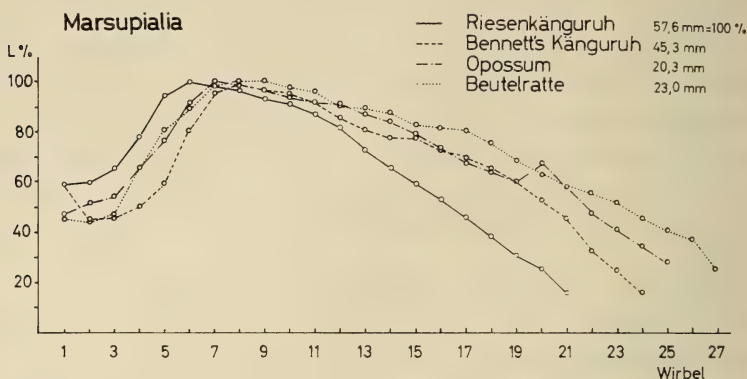


ABB. 1.

Die Abbildung 2 gibt die relativen Wirbellängen für zwei Vertreter der Edentaten wieder. Die Längenunterschiede zwischen den aufeinander folgenden Wirbeln sind kleiner als bei den Beuteltieren, was sich im flachen Verlauf der beiden Kurven ausdrückt. Wie aus dem Vergleich mit den Abbildungen 3 ff. hervorgeht, sind kleine Unterschiede in den Wirbellängen für Schwänze mit hohen Wirbelzahlen charakteristisch. Die Kurve für den grossen Ameisenbär (*Myrmecophaga tridactyla*) zeigt im Prinzip die gleiche Charakteristik wie jene der Beuteltiere, mit dem Unterschied, dass der erste Wirbel verhältnismässig länger ist (78%) und dass die Maximale Länge erst beim 9. Wirbel erreicht wird. Dieser Schwanz mit dem langen borstigen Behang scheint wenig spezialisiert zu sein. Er wird horizontal getragen, dient dem schlafenden Tier als Kälteschutz und ist darüberhinaus Ausdrucksorgan.

Der Schwanz des Tamandua (*T. tetradactyla*) weicht bis zum 9. Wirbel vom gegebenen Schema ab. Seine proximalen Wirbel sind relativ länger als beim grossen Ameisenbär. Ob diese Besonder-

heit funktionell gedeutet werden darf, bleibt fraglich. Man könnte daran denken, weil die Tamanduas ihren Schwanz beim Klettern in den Bäumen als Halteorgan gebrauchen. Eine solche Deutung ist

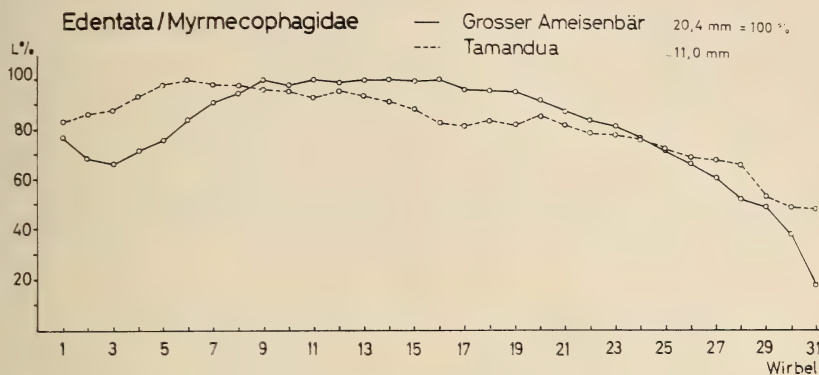


Abb. 2.

deshalb problematisch, weil die proximalen Schwanzwirbel bei den neuweltlichen Fünfhandaaffen nicht verlängert sind.

In den Abbildungen 3, 4, und 5 sind, nach Familien geordnet, die Schwanzcharakteristiken von Raubtieren widergegeben. Von einzelnen Ausnahmen abgesehen, zeigt sich eine bemerkenswerte Übereinstimmung in dieser doch recht polymorphen Säugetierordnung. Die meisten dieser Schwänze dienen als Kompensationssteuer bei raschen Wendungen. Diejenigen der Marder dienen zudem auch als Balancierorgan beim Klettern und dank der langen Behaarung auch als "Flugapparat". Daneben haben sie alle, wie wir vom Wolf, vom Haushund und von der Hauskatze wissen, wichtige psychische Funktionen. Die relative Länge des ersten Wirbels liegt bei 35—60% der grössten Wirbellänge, die fast ohne Ausnahme beim 6.—10. Wirbel erreicht wird. Relative Längen von 20—40% am distalen Ende sind die Regel. Wesentlich von dieser Charakteristik weichen die Schwänze des Fuchses, des Luchses (Stummelrute), des Dachses und des Fischotters ab. Bei den letzten beiden liegt die relative Länge des ersten Wirbels wesentlich über der Norm. Der flachere Abfall der Kurven in der hinteren Schwanzhälfte hängt mit der Wirbelzahl zusammen.

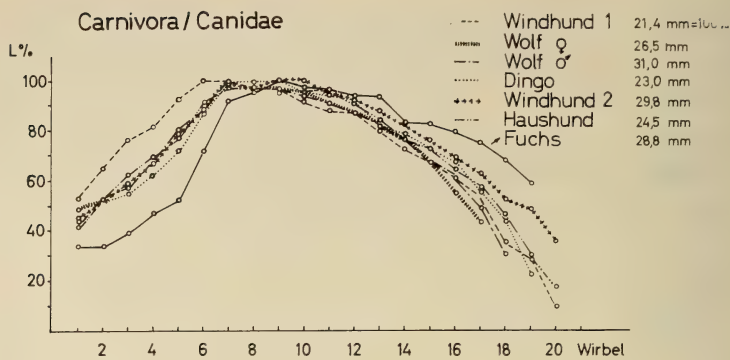


ABB. 3.

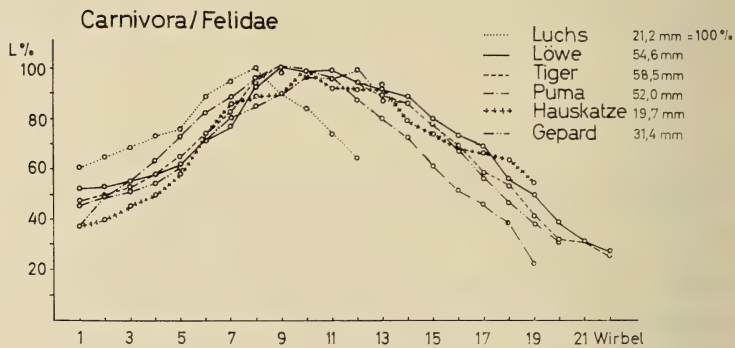


ABB. 4.

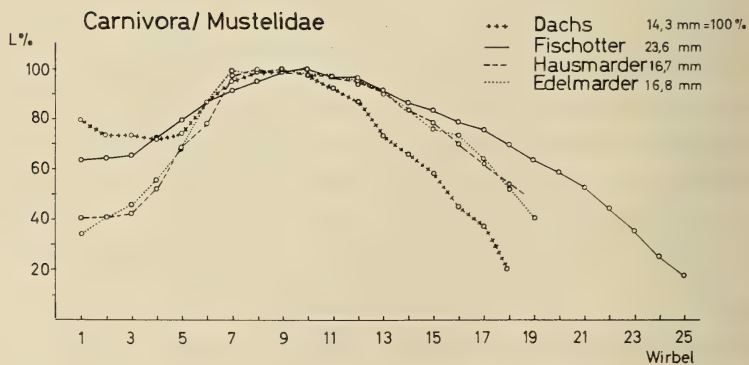


ABB. 5.

Interessant ist der Stummelschwanz-beim Luchs. Der Lineare Abfall der Kurve nach dem 8. Wirbel (= 100%) zeigt, dass die hintersten vier Wirbel nicht progressiv, sondern linear verkürzt sind. Beim Dachs und beim Fischotter fällt die grosse relative Länge des 1. Wirbels auf (80% bzw. 62%). Beim Fischotter könnte man ähnlich wie beim Tamandua an eine starke mechanische Beanspruchung des proximalen Schwanzabschnittes denken (Steuerruder beim Schwimmen). Die Charakteristik des Dachsschwanzes, der verhältnismässig kurz und wenig spezialisiert ist, spricht jedoch gegen diese Annahme.

Wie die Abbildung 6 zeigt, besitzen die Schwänze altweltlicher Primaten die gleiche Charakteristik der relativen Wirbellängen

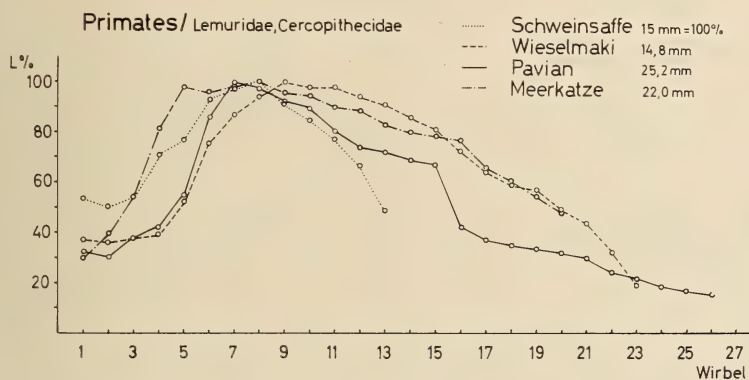


ABB. 6.

wie die Raubtiere. Der bewegliche Schwanz ist hier, genügende Länge vorausgesetzt, in erster Linie Balancierorgan beim Klettern. Daneben hat er wichtige Ausdrucksfunktionen. Wir gewahren eine ziemlich grosse Variabilität, die wir vorläufig nicht deuten können.

In der Abbildung 7 sind die relativen Wirbellängen von Schwänzen neuweltlicher Primaten aus der Familie der Cebidae zusammengestellt. Das Bild weicht nur unwesentlich von dem der altweltlichen Primaten ab. Dabei ist der Cebidenschwanz nicht nur Balancierorgan, sondern, bei den einzelnen Unterfamilien in verschiedenem Grade spezialisiert, auch ein wichtiges Haltewerkzeug (Brüllaffen, Alouattinae, Wickelschwanz mit Tastpolster; Klammeraffen,

Atelinae, desgleichen; Kapuzineraffen, Cebinae, Greifschwanz ohne Tastpolster; Totenkopffaffen, Cebinae, primitiver Greifschwanz ohne Tastpolster), hat also anderen Anforderungen zu genügen als der Schwanz der altweltlichen Primaten. ANKEL (l.c.) hat darauf hingewiesen, dass die proximale Caudalregion umso beweglicher ist, je weiter hinten der längste Wirbel liegt und je kürzer die Wirbel hier sind. Diese Voraussetzung ist beim Brüllaffen am besten verwirklicht. Beim Klammeraffen dagegen, der ebenfalls einen spezialisierten Greifschwanz mit Tastpolster besitzt, steigt die Kurve der relativen Wirbellängen sofort steil an und erreicht das Maximum schon beim 7. Wirbel. Der Spezialisierungsgrad drückt sich also in den „Wirbelgradienten“ des proximalen Schwanzabschnittes nicht eindeutig aus.

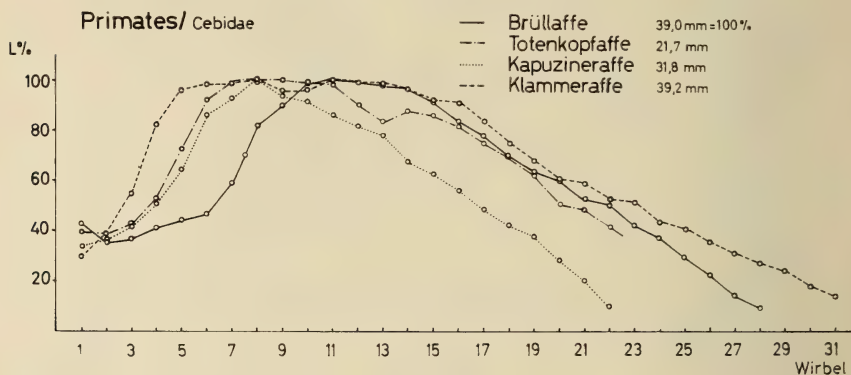


ABB. 7.

Die Abbildung 8 gibt die metrischen Verhältnisse von Nagetierschwänzen wieder. Wenn wir zunächst vom Schwanz des Murmeltieres (*M. marmota*) und des Bibers (*C. fiber*) absehen, so gewahren wir wieder die nämliche Charakteristik wie bei den übrigen bisher besprochenen Gruppen. Auch das Murmeltier mit seinem verkürzten Schwanz passt trotz dem merkwürdigen Längenabfall zwischen dem 6. und 7. Wirbel gut in das allgemeine Schema. Wir vermögen die genannte Unregelmässigkeit nicht zu deuten, sondern weisen lediglich darauf hin, dass sie in etwas anderer Form auch bei den Lagomorpha (Abb. 13) vorkommt. In den niedrigen relativen Werten bei den proximalen Wirbeln des Eichhörnchens (*Sciurus*

vulgaris) kommt wiederum die grosse Beweglichkeit der Schwanzwurzel zum Ausdruck. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass sich die unterschiedliche Schwanzfunktion bei Eichhörnchen (Fallschirmschwanz) und Biberratte *Myocastor coypus* (unspezialisierter Steuerschwanz) nur gerade in den unterschiedlichen relativen Wirbellängen der Schwanzwurzel ausdrückt. Auf der anderen Seite konstatieren wir eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen dem Fischotter *Lutra lutra* (Abb. 5) und der Biberratte, die ihre Schwänze in der gleichen Weise als Steuerruder gebrauchen.

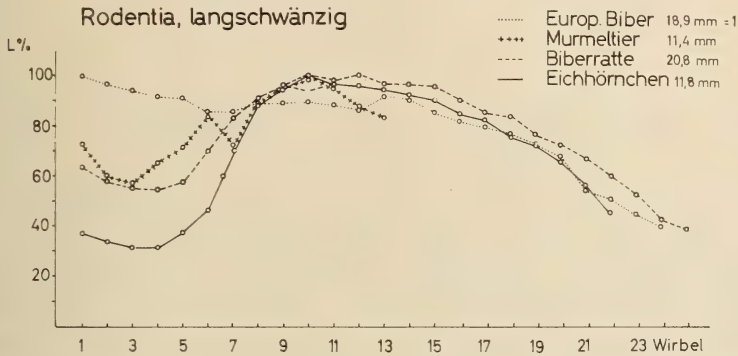
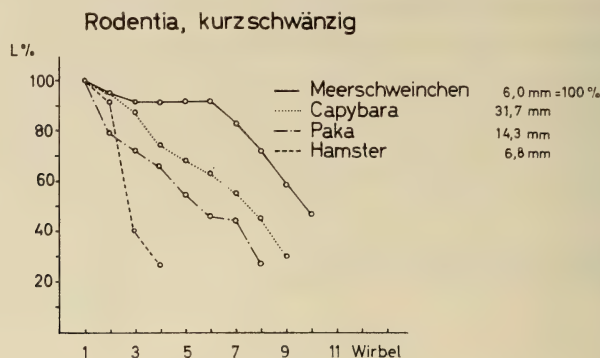


ABB. 8.

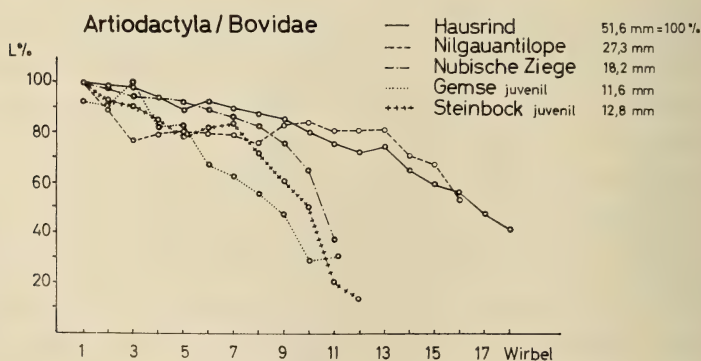
Ganz aus der Reihe fällt der Schwanz des Bibers. Hier ist im Gegensatz zu allen bisher besprochenen Fällen der erste Wirbel am längsten. Die Länge der Wirbel nimmt zunächst bis zum 12. kontinuierlich ab und stimmt dann distalwärts mit derjenigen von Eichhörnchen und Biberratte überein. Die grosse Länge der proximalen Schwanzwirbel könnte wohl funktionell gedeutet werden. Sie bedeutet geringe Biegsamkeit, was für einen Ruderschwanz vorteilhaft ist.

Interessant ist nun, wie die Abbildung 9 zeigt, dass bei allen kurzschwänzigen Nagern, gleich wie beim Biber, der erste Wirbel die grösste Länge aufweist. Die Wirbellängen nehmen bei ihnen distalwärts rasch ab und zwar desto stärker, je weniger Wirbel vorhanden sind. Es liegt nahe, diese andersartige Charakteristik mit der Schwanzreduktion in Beziehung zu bringen. Dies wäre zweifellos falsch, denn wie der Luchs (Abb. 4) und das Murmeltier

(Abb. 8) zeigen, kann die Reduktion durchaus im Rahmen der gruppentypischen Schwanzwirbelcharakteristik erfolgen.



Wie die Abbildungen 10, 11 und 12 zeigen, gibt es tatsächlich bei den Huftieren einen zweiten Schwanztyp, der demjenigen des Bibers entspricht, funktionell jedoch anders zu deuten ist. Hier zeigen denn auch die langen, relativ wirbelreichen und die kurzen, relativ wirbelarmen Schwänze gleichartige biometrische Verhältnisse. Die Schwänze der Huftiere dienen in erster Linie als Fliegenwedel oder als Ventilatoren im Dienste der Wärmeregulation, ferner in unterschiedlichem Masse auch als Ausdrucksorgan. Ihre Funktion ist also recht einheitlich und motorisch so einfach, dass die Unregelmässigkeiten in den Schwanzwirbelkurven der Boviden (Abb. 10)



Artiodactyla/ Suidae

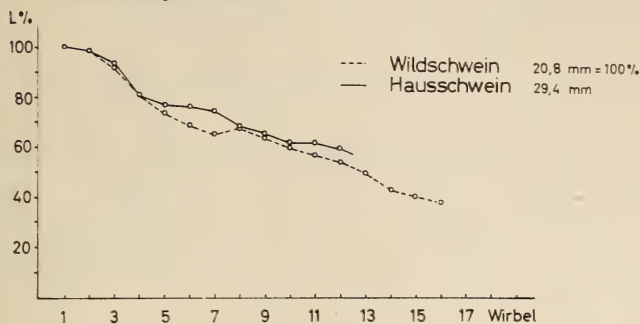


ABB. 11.

Perissodactyla

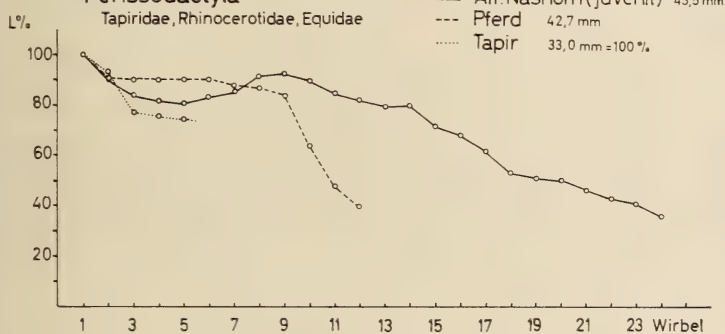


ABB. 12.

Lagomorpha/Leporidae

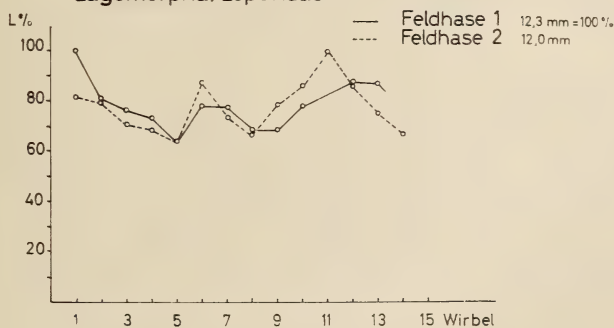


ABB. 13.

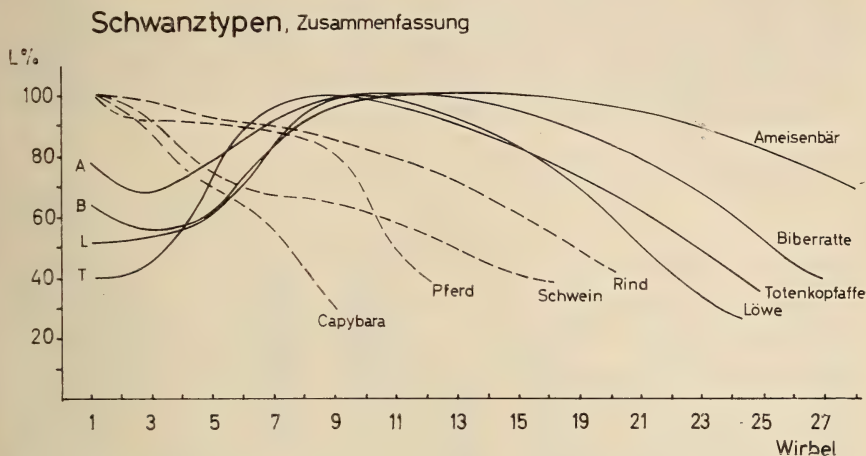
wohl nicht mit der Bewegungsart zusammenhängen. Hier wäre das Studium eines grösseren Materials wünschenswert.

Ein dritter, merkwürdiger Schwanztyp kommt bei den Hasen vor (Abb. 13). Die Kurve der Wirbellängen zeigt drei Maxima, eines beim 1., ein zweites beim 6. oder 7. und ein drittes beim 11. oder 12. Wirbel. In ihrem Verlauf könnte sich die besondere Art, wie der Schwanz getragen wird, ausdrücken: nach dorsal abgewinkelt an den Rücken angelegt, wobei er beim Schlagen sprungfederartig gestreckt werden kann. Sicheres lässt sich nicht sagen, bevor der Hasenschwanz genauer untersucht ist.

4. ZUSAMMENFASSUNG UND DISKUSSION

Unsere bisher erhobenen Befunde sind in der Abbildung 14 etwas schematisiert zusammengefasst. Sie zeigt die beiden hauptsächlichsten Schwanztypen an ausgewählten Beispielen. Der Dritte, den wir bisher nur bei den Hasen festgestellt haben, ist weggelassen. Beim ersten Typus liegt der längste Wirbel etwa 7—13 Einheiten hinter dem Sacrum, beim zweiten ist der erste Wirbel am längsten. Zwischen den beiden Typen sind, wie die Verhältnisse bei den Nagetieren zeigen, Übergänge anzunehmen. In dieser Ordnung wird ihre sonst beobachtete Gruppenspezifität durchbrochen. Bei beiden Typen kommt Schwanzreduktion vor. Sie sind, wie etwa der Vergleich von Löwe und Marder (Typus 1) oder der Vergleich von Hausrind und Steinbock (Typus 2) zeigt, nicht von der absoluten Wirbelgrösse abhängig. Wie aus der Gegenüberstellung von langschwänzigen Nagern und etwa Raubtieren oder Primaten hervorgeht, besteht auch kein Zusammenhang zwischen Typus und Tragart des Schwanzes. Hier macht allerdings der spezialisierte Biberschwanz, der an Land wie ein charakteristischer Nagerschwanz auf der Unterlage nachgeschleppt wird, eine Ausnahme. Langschwänzige Säuger mit der Schwanzwirbelcharakteristik nach Typus 2 haben wir bisher nur bei den Huftieren gefunden. Es handelt sich dabei immer um Schwänze, die hängend getragen werden. Da wir bei den übrigen Ordnungen keine derartigen Hängeschwänze feststellen konnten, lässt sich auch nicht sagen, ob sie auch dort unter Beibehaltung des Typus 1 möglich sind. Unsere mit Hilfe der Wirbellängen festgestellten Schwanzcharakteristiken scheinen für funktionelle Betrachtungen wenig ergiebig zu sein.

Die Schwanzwirbel erweisen sich vielmehr, was ihre Länge betrifft, als sehr konservative Bauelemente, die verschiedenen funktionellen



Erfordernissen gerecht werden. Weitere Untersuchungen sollen zeigen, ob und wie die hier dargestellten Ergebnisse erweitert oder modifiziert werden müssen.

LITERATUR

- ANKEL, F. 1962. *Vergleichende Untersuchungen über die Skelettmorphologie des Greifschwanzes südamerikanischer Affen (Platyrrhina)*. Z. Morph. Oekol. Tiere 52: 131-170.
- BOPP, P. 1954. *Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie der Wirbeltiere*. Rev. suisse Zool. 61: 83-151.
- HORNER, E. 1954. *Arboreal Adaptations of Peromyscus, with special reference to use of the tail*. Contrib. from the Lab. of Vertebr. Biol., Ann Arbor 61: 1-84.
- JULITZ, C. 1909. *Osteologie und Myologie der Extremitäten und des Wickelschwanzes vom Wickelbären, Cerculeptes caudivolvulus, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen an das Baumleben*. Arch. f. Naturgesch. 75: 1-50.

N^o 28. **P. Tardent und U. Morgenthaler.** — Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei *Hydra attenuata* Pall. (Mit einer Textabbildung und 3 Tabellen.)

Zoologisches Institut der Universität Zürich.

a. EINLEITUNG

Bei den Coelenteraten spielen histodynamische Vorgänge im Zusammenhang mit morphogenetischen Prozessen wie Wachstum, Regeneration und vegetativer Vermehrung eine bedeutende Rolle. Von Fall zu Fall stellen sich die Fragen nach dem Ausmass der Zellverlagerungen, nach der Art der wandernden Zellen und den von diesen eingeschlagenen Bahnen. Beobachtungen an in vitro Kulturen von *Tubularia*-Zellen (MARTIN & TARDENT 1963) haben gezeigt, dass praktisch alle Zelltypen dieses Polyps die Fähigkeit besitzen, sich amoeboïd fortzubewegen, aber es ist aus methodischen Gründen schwierig, festzustellen, wie die Zellen unter natürlichen Bedingungen von dieser Fähigkeit Gebrauch machen. Unsere Kenntnisse zu diesem Problemkreis stützen sich daher meist auf indirekte Beweisführungen und auf Versuche, durch Aneinanderreihen histologischer Zustandsaufnahmen, dynamische Prozesse zu rekonstruieren.

ZAWARZIN (1928) und STRELIN (1928) hatten als erste festgestellt, dass die im Ektoderm von *Hydra* lokalisierten interstitiellen Zellen (I-Zellen) und Vorstufen der Nesselzellen (Nematoblasten) durch eine dosierte Röntgenbestrahlung selektiv ausgeschaltet werden können. Diese Tiere, die nach Angabe der Autoren zu keiner Regenerationsleistung mehr befähigt sind, zerfallen einige Wochen nach erfolgter Bestrahlung. Diesem Zerfall kann jedoch, wie EVLAKHOVA (1946) gezeigt hat, Einhalt geboten werden, indem ein Teilstück einer bestrahlten *Hydra* mit einem gesunden unbehandelten Fragment in Parabiose versetzt wird. Die Strahlungsschäden werden, nach der Auffassung der Autorin deshalb rückgängig gemacht, weil das bestrahlte Fragment mit Wanderzellen, die aus dem unbehandelten Fragment stammen, neu bevölkert wird.

Wir haben diese Versuchsanordnung dazu benützt, um mit der radioaktiven Zellmarkierung die Frage der Herkunft der Regenerationszellen bei Hydra einer erneuten Prüfung zu unterziehen. In dieser Arbeit soll vor allem das Phänomen der Zellwanderung erörtert werden. Die Anordnung, die diesen Untersuchungen zugrunde liegt, ist in Fig. 1 aufgezeichnet. Aus einer distalen, bestrahl-

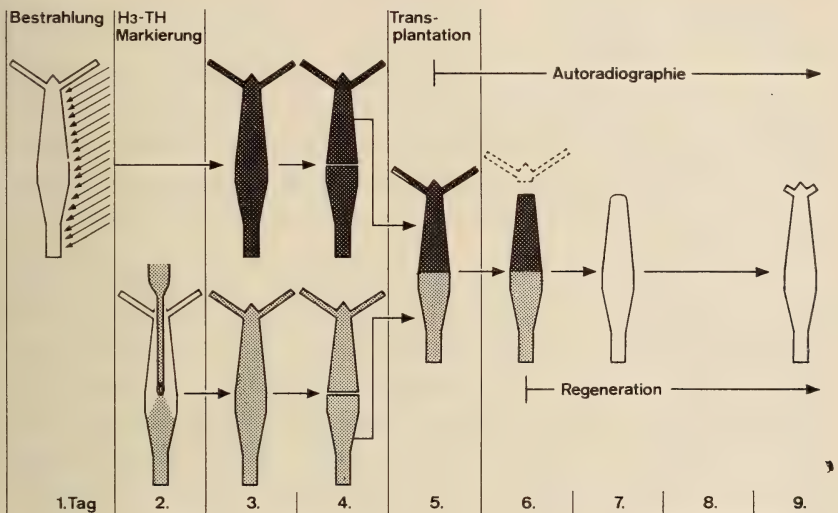


FIG. 1

Versuchsanordnung abgeändert nach EVLAKHOVA (1946)
Erklärung siehe Text S 469

ten Polypenhälfte und einer proximalen Hälfte eines markierten Polyps wird eine Chimäre zusammengesetzt, die sich wie ein normaler Polyp verhält und nach erfolgter Amputation auch Hypostom und Tentakelkranz regeneriert.

Erscheinen in Autoradiogrammen des bestrahlten Teils radioaktiv markierte Zellen, kann mit Sicherheit ausgesagt werden, dass diese aus dem markierten Teil der Chimäre stammen. Gleichzeitig lässt sich mit dieser Anordnung auch feststellen, welche Zelltypen wandern, was für Wege sie dabei benützen und welche von diesen Wanderzellen im distalen Regenerat eingebaut werden.

b. MATERIAL UND METHODE

Als Versuchstiere dienten Polypen der Art *Hydra attenuata* Pall., die aus verschiedenen Klonen isoliert wurden (über Haltung siehe TARDENT 1966a). Die für die Bestrahlung resp. ^3H -Thymidin-Markierung ausgewählten Individuen waren frei von Gonaden und Knospen.

1. Röntgenbestrahlung¹.

Nach unseren Dosisversuchen und histologischen Kontrollen genügte eine einmalige Bestrahlung mit 6500 r (Dosisleistung 400 r/min), um alle I-Zellen und Nematoblasten im Ektoderm zu zerstören. Die Epithelmuskelzellen (EMZ) und die Zellen des Entoderms sahen trotz der Bestrahlung normal aus (vergl. BRIEN & RENIERS-DECOEN 1955).

Die Polypen wurden in Gruppen zu je 25 in einer 4 mm tiefen Wanne eines Plexiglas-Objektträgers von unten bestrahlt (Dicke der Bodenschicht = 1 mm). Als Strahlenquelle diente ein Apparat vom Typ Müller RT 100 (modifiziert nach Spring) mit folgenden Charakteristika: Röhre: 1 mm Beryllium; Spannung: 50 kV; Stromstärke 10 mA; Anode: Wolfram; Aluminiumfilter: 0.65 mm; Fokusabstand: 12 cm. Drei Tage nach Bestrahlung wurden die distalen Hälften der sich völlig normal verhaltenden Polypen nach der Methode von TARDENT (1966b) auf die komplementären Hälften von nicht bestrahlten, aber ^3H -Thymidin markierten Polypen transplantiert (Fig. 1).

2. ^3H -Thymidin-Markierung und Autoradiographie.

Für die Markierung der Zellen wurde ^3H -Thymidin² verwendet, das stabil in die DNS der Kerne eingebaut wird. Wie Kontrollversuche zeigten (unveröffentlicht), ist Thymidin in der angewendeten Konzentration (0.1 mM) für *Hydra* unschädlich und

¹ Die Bestrahlungen wurden mit der Röntgen-Anlage des Zool. Instituts der ETH durchgeführt. Herrn Prof. H. ULRICH und seinen Mitarbeitern den Herren Dr. F. WÜGLER und H. SPRING danken wir für die Mithilfe und die wertvollen Ratschläge.

² New England Nuclear Corp. Boston. 0.1 mM, spez. Aktivität 6.7 c/mM., Thymidin-methyl- ^3H .

hemmt die morphogenetischen Prozesse nicht. Die Markierung erfolgte nach dem von CAMPBELL (1965) beschriebenen Verfahren, wobei unmittelbar nach erfolgter Fütterung $0.1 \mu\text{l}$ ^3H -Thymidin in den Gastralraum der Hydra injiziert wurden. Drei Tage später, d.h. zum Zeitpunkt der Transplantation waren in der mittleren Körperregion ca. 50% aller Zellkerne des Ektoderms und Entoderms radioaktiv markiert. In Übereinstimmung mit den Beobachtungen von CAMPBELL (1965) hatten im Ektoderm vor allem die I-Zellen und Nematoblasten Thymidin inkorporiert. Aber auch Kerne von Epithelmuskelzellen, Nematocyten und von verschiedenen Elementen des Entoderms waren markiert.

24 Stunden nach der Vereinigung der markierten und bestrahlten Halb-Polypen (Fig. 1) wurde der Tentakelkranz der Chimären amputiert und damit die Regeneration eingeleitet. Nach der Transplantation wurden die Chimären in verschiedenen Zeitintervallen fixiert (Carnoy). Die Autoradiographie der Querschnittserien (4μ Schnittdicke) erfolgte mit der Stripping-Film-Technik (Kodak AR —10; Expositionsdauer = 10 Tage). Vor dem Färben mit Haemalaun erwies sich eine Behandlung mit 70% Alkohol zur Erhöhung der Permeabilität der Gelatineschicht als unerlässlich (FICQ 1959). Die mitgefärbte Gelatineschicht wurde nachher mit 0.1% HCl vorsichtig aufgehellt.

Bei der Beurteilung der Autoradiogramme wurden folgende Richtlinien eingehalten: Ein kleiner Zellkern (I-Zellen, Nematoblasten) galt erst dann als markiert, wenn er von mindestens 7 Silbergranula, ein grosser (EMZ, Drüsenzellen), wenn er von mindestens 15 Granula überlagert war.

Die Autoradiogramme unvollständig ausgewaschener Schnitte zeigten, dass das Plasma der Zellen im markierten Teil noch ^3H -Thymidin oder aus ihm entstandene radioaktive Abbauprodukte enthielt. Dank dieser Plasma-Markierung blieb die Grenze zwischen dem markierten und nicht markierten Teil der Chimäre gut sichtbar. Eine Diffusion von nicht eingebautem Thymidin in den unmarkierten Halbpolypen kann nicht ausgeschlossen werden; aber die vorhandene Menge scheint zu gering, als dass es zu einer die Ergebnisse fälschenden nachträglichen Kernmarkierung kommen könnte.

Bei der Auswertung der Autoradiogramme wurden jeweils die Summen der in zwei benachbarten Schnitten vorhandenen mar-

kierten und nicht-markierten Zellkerne gebildet. Eine Identifizierung der z.T. sehr stark markierten Zellen war besonders im Fall der kleinen Elemente nicht immer möglich, so dass bei der qualitativen Auswertung der Präparate eine Kategorie „fraglich“ eingeführt werden musste.

C. RESULTATE

Da gemäss der Versuchsanordnung (Fig. 1) der Regenerationsprozess erst 24 h nach erfolgter Transplantation einsetzt, bilden die autoradiographisch untersuchten Fälle zwei Gruppen: Die erste umfasst intakte, nicht regenerierende Chimären, die 3, 9, und 20 Stunden nach Transplantation (d.h. vor der Amputation) autoradiographiert wurden; die zweite Gruppe betrifft die Chimären, die 27, 48 und 89 Stunden nach Transplantation (resp. 3, 24 und 65 Std. nach Amputation) untersucht wurden. Die verschiedenen Stadien sind im folgenden mit den entsprechenden Zahlen 3, 9, 20, 27, 48 und 89 gekennzeichnet.

1. Zellwanderung im bestrahlten Ektoderm der Chimären

Zur Ermittlung der Zahl der Wanderzellen wurden sämtliche Schnitte aus der bestrahlten, distalen Hälfte der Fälle 3, 9, 20 und 27 auf markierte Zellen hin untersucht. Wie Tabelle 1 zeigt, treten schon kurz nach erfolgter Transplantation markierte Ektodermzellen ins Ektoderm der bestrahlten Polypenhälfte über. Die Zahl der im bestrahlten Teil der Chimäre eingewanderten markierten Zellen (Tab. 1) ist sowohl von der Gesamtzahl der in der markierten Chimärenhälfte verfügbaren Zellen als auch vom Prozentsatz der ursprünglich markierten Elemente abhängig. Um diese beiden Variablen so weit als möglich zu berücksichtigen, musste ein entsprechender Korrekturfaktor geschaffen werden: An zwei aufeinanderfolgenden Schnitten, die 50 μ unterhalb der Operationsstelle lagen, haben wir zunächst das Verhältnis von markierten zu nicht-markierten Zellen bestimmt (Tab. 1). Das an der oberen Hälfte der Chimären beobachtete Total radioaktiver Zellen bezogen wir dann auf einen Standard von 150 markierten (= 50%) und 150 unmarkierten Zellen (Gesamtzellzahl = 300) in den beiden Bezugsschnitten.

TABELLE 1.

Häufigkeiten von ^3H -Thymidin-markierten Zellen im Ektoderm der markierten und bestrahlten Hälften der Chimären (Abb. 1) sowie rel. Zahl der Wanderzellen.

Zeit nach Transplantation	Markierte Hälfte 1)		Bestrahlte Hälfte									Rel. Zahl d. Wander- zellen 3)
	Zellzahl total	Markierte Zellen	Absolute Zahl der Wanderzellen 2)									
			IZ	Nem	Des	Str	Ste	EMZ	?	Total		
3 St. . . .	325	137 = 42%	46	—	3	1	1	—	4	25	28	
9 St. . . .	292	129 = 44%	19	2	40	6	—	1	4	42	50	
20 St. . . .	331	187 = 57%	106	10	106	3	1	1	4	231	185	
27 St. . . .	171	82 = 48%	75	4	22	8	—	—	4	143	206	

¹⁾ Zählsergebnisse aus je 2 benachbarten Querschnitten aus der markierten Hälfte.

²⁾ Total der in der ganzen bestrahlten Hälfte festgestellten markierten Zellen (IZ = interstitielle Zellen, Nem = Nematoblasten, Des = Desmonemen, Str = Streptolinen, Ste = Stenothelen, EMZ = Epithelmuskelzellen in unmittelbarer Nähe der Verwachsungsstelle, ? = nicht identifizierbare Zellen).

³⁾ Bezogen auf 300 Zellen und 50 % markierter Kerne in 1.

Wie Tabelle 1 zeigt, setzt das Überwandern markierter Zellen schon 3 Stunden nach erfolgter Transplantation ein. Die „Genesung“ des bestrahlten Ektoderms erfolgt also innerhalb kurzer Zeit und beruht auf Einwanderung von Zellen, die sich in der Folge mitotisch vermehren. Aus der Tabelle 1 geht ausserdem hervor, welche Zelltypen sich an dieser Wanderung beteiligen: es sind vor allem I-Zellen und Nematocyten, während EMZ als Wanderzellen nicht ins Gewicht fallen. Diese umfangreichen Zellverschiebungen im Ektoderm erfolgten spontan, d.h. ohne Mithilfe eines durch die Amputation der Tentakel gesetzten Regenerationsstimulus.

Nach der Amputation hält die Einwanderung, ohne beschleunigt zu werden, an. Das Ektoderm der Chimäre 48 wies dank der zugewanderten Zellen wieder eine normale Konstitution auf. Es fanden sich im proximalen Abschnitt der bestrahlten Hälfte nun auch markierte EMZ, von denen angenommen werden muss, dass sie aus eingewanderten I-Zellen hervorgegangen sind. Auffallend ist bei älteren Chimären die erhöhte Teilungstätigkeit der eingewanderten markierten Zellen, was für eine rasche Vermehrung derselben im bestrahlten Bereich zeugt.

Tabelle 2 gibt die Verhältniszahlen markierter und nicht — markierter Zellen im Ektoderm eines 65—stündigen Regenerats wieder, bei dem die erste Tentakelanlage in Form einer kleinen Knospe ausgebildet ist. Auch bei der Beurteilung dieser Auszählungen muss berücksichtigt werden, dass die markierten Zellen nur etwa die Hälfte der effektiv eingewanderten Zellen repräsentieren.

Von den total 389 im Regenerat geprüften Zellen waren 186 markiert. Dies bedeutet, dass mit Sicherheit mehr als die Hälfte der Regeneratzellen aus dem proximalen markierten Bereich zugewandert sind. Dies betrifft, wie Tabelle 2 zeigt, vor allem die I-Zellen und Nematocyten. Von 61 Epithelmuskelzellen des Regenerats sind deren 13 markiert. Auch der Ursprung dieser Zellen kann auf das proximale Transplantat zurückgeführt werden, aber der heutige Stand der Untersuchungen erlaubt uns noch nicht zu sagen, ob sie als differenzierte EMZ zugewandert oder durch eine *in situ* Differenzierung aus I-Zellen hervorgegangen sind.

2. Zellwanderung im nicht bestrahlten Ektoderm der Chimären

Im Anschluss an diese Experimente stellte sich die berechnete Frage, ob die im Ektoderm beobachtete Zellverschiebung nicht

TABELLE 2.
Häufigkeiten markierter (●) und nicht-markierter (○) Zellen im Ektoderm eines Regenerats mit einer Tentakelknospe
(Auswertung von 2 benachbarten Querschnitten).

	IZ		Nem		Des		Str		Ste		?		EMZ		Pyknosen		Total	
	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●	○	●
Reg. Tentakel	1	5	—	2	11	11	4	4	6	1	9	12	4	3	—	—	35	38
Reg. ohne Tentakel	16	37	10	9	53	46	19	5	5	1	7	38	44	10	14	—	168	148
Total	17	42	10	11	64	57	23	9	11	2	16	50	38	13	14	—	203	186

Für Abkürzungen siehe Tabelle 1.

die direkte Folge der durch die Bestrahlung verursachten Zellverarmung sei oder ob und in welchem Ausmass diese Invasion auch im Normalfall, d.h. in nicht bestrahlten Chimären, vorkomme. Zur Abklärung dieser Frage wurde die in Fig. 1 gegebene Versuchsanordnung modifiziert: Als distaler Pfropfpartner wurde an Stelle eines bestrahlten ein normaler, nicht bestrahlter Halbpolypp gewählt. Die Autoradiogramme der 3, 9 und 27-stündigen Chimären dieser Kombination zeigen (Tab. 3) in Bezug auf die Menge der eingewanderten Zellen und deren Zusammensetzung keine Unterschiede gegenüber den Chimären mit einer bestrahlten Hälfte. Der einzige Unterschied besteht darin, dass die ins unbestrahlte Ektoderm eingedrungenen Zellen (Chimäre 48) keine mitotische Vermehrungstätigkeit zeigen.

3. Zellverschiebungen im Entoderm

Das Ausmass der Zellverschiebungen im Entoderm in distaler Richtung ist, verglichen mit den Zellwanderungen im Ektoderm, sehr viel geringer. Dies gilt sowohl für bestrahlte als auch für unbestrahlte Halbpolyppen. In allen den 7 auf Wanderzellen hin untersuchten Fällen konnten in der nicht markierten Region der Chimäre nur 13 markierte Zellen im Entoderm nachgewiesen werden, unter denen sich 3 Nematocyten sowie 10 nicht identifizierbare Zellen befanden. Da letztere in der Nähe der Mesogloea lagen, ist nicht ausgeschlossen, dass es sich um I-Zellen handelt, die aus dem Ektoderm ins Entoderm eingewandert sind. Vereinzelt markierte Epithelmuskelzellen und Drüsenzellen traten im bestrahlten und nicht bestrahlten Fragment der Chimäre erst 89 Stunden nach der Transplantation in der unmittelbaren Nachbarschaft der Verwachsungsnaht auf.

d. DISKUSSION

Die vorliegenden Untersuchungen, über die an einer andern Stelle ausführlicher berichtet werden soll, bestätigen die von EVLAKHOVA (1946) und BRIEN und RENIERS-DECOEN (1955) veröffentlichten Beobachtungen, nach denen bei Hydra die durch Röntgenbestrahlung erzeugten Schäden durch eine Parabiose mit unbestrahlten, gesunden Fragmenten rückgängig gemacht werden können.

TABELLE 3.

Häufigkeiten von ^3H -Thymidin-markierten Zellen im Ektoderm der markierten, nicht bestrahlten Hälften der Chimären, sowie rel. Zahl der Wanderzellen (Erläuterungen siehe Tabelle 1).

Zeit nach Transplantation	Markierte Hälfte 1)		Nicht markierte, unbestrahlte Hälfte									
	Zellzahl total	Markierte Zellen	Absolute Zahl der Wanderzellen 2)									
			IZ	Nem	Des	Str	Ste	EMZ	?	Total	Rel. Zahl der Wanderzellen 3)	
3 St. . . .	437	44%	4	—	1	—	—	—	—	5	3,8	
9 St. . . .	440	50%	46	2	13	3	—	—	—	64	43	
27 St. . . .	354	33%	137	4	56	8	—	—	8	231	273	

Diese „Heilung“ beruht, wie hier auf Grund der Verlagerungen von markierten Zellen demonstriert werden konnte, auf einer Neubevölkerung der bestrahlten Abschnitte durch interstitielle Zellen und Nematocyten, die einzeln in distaler Richtung in das Ektoderm des behandelten Fragments eindringen und diesem wieder seine normale histologische Konstitution verleihen. Die Wanderung ist aktiv und erfolgt entlang der Mesogloea, d.h. an der Basis der Epithelmuskelzellen. Dieser Befund bestätigt die von TARDENT und EYMANN (1959) an regenerierenden Hydrocauli von *Tubularia* gemachten Beobachtungen. Im Entoderm waren keine vergleichbaren Zellbewegungen festzustellen, was vermuten lässt, dass die strahlungsbedingten Schäden in dieser Schicht zu einem späteren Zeitpunkt durch Wanderzellen oder möglicherweise dank eines ganz anderen Prinzips behoben werden.

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass die nach Transplantation im Ektoderm beobachteten Zellverlagerungen spontan, d.h. auch ohne einen durch Traumatisierung verursachten Regenerationsstimulus einsetzen. Welche Faktoren dabei auslösend und richtungsgebend wirken, ist noch unbekannt. Sicher ist aber, dass es sich nicht um Faktoren handelt, die mit der Bestrahlung oder deren Folgen in kausalem Zusammenhang stehen, denn es konnte gezeigt werden, dass eine ebenso intensive Distal-Wanderung von I-Zellen und Nematocyten einsetzt, wenn an Stelle von bestrahlten nicht-bestrahlte normale Transplantationspartner verwendet werden. Es ist deshalb anzunehmen, dass derart umfangreiche und ausgedehnte Zellwanderungen von Ektodermzellen zu den normalen Erscheinungen einer Hydra gehören. Ausser der von BRIEN (1953) im Zusammenhang mit dem normalen Wachstum postulierten disto-proximalen Zellverlagerungen gibt es also im Ektoderm ausgedehnte Zellverschiebungen in entgegengesetzter, d.h. proximo-distaler Richtung. Damit ist das „Fließgleichgewicht“ d.h. das harmonische Zusammenspiel einzelner histodynamischer Prozesse, die Grösse und Gestalt der Hydra bestimmen, wohl um ein Bewegungselement reicher, aber nicht verständlicher geworden.

e. ZUSAMMENFASSUNG

1. Werden bei *Hydra attenuata* Pall. zwei komplementäre Polypenhälften zur Verwachsung gebracht, von denen die proximale

mit ^3H -Thymidin markiert, die distale mit 6500 r bestrahlt resp. nicht bestrahlt wurde, setzt im Ektoderm sofort eine intensive Distal-Wanderung von markierten I-Zellen und Nematocyten ein. Die Epithelmuskelzellen des Ektoderms und die Elemente des Entoderms beteiligen sich an dieser Wanderung nicht.

2. Die individuelle und aktive Wanderung der erwähnten Zellen entlang der Mesoglöa erfolgt spontan, d.h. auch ohne Regenerations-Stimulus. Sie hat zur Folge, dass die bestrahlten Fragmente ihre normale histologische Konstitution rasch wiedererlangen.
3. Das Ektoderm von distalen, im nicht markierten Teil der Chimäre entstehenden Regeneraten, weist einen hohen Prozentsatz zugewanderter markierter Zellen auf, unter denen I-Zellen und Nematocyten den Hauptanteil bilden.

RÉSUMÉ

1. Lorsqu'une moitié proximale d'un polype de *Hydra attenuata* Pall. qui a été marqué à la thymidine tritiée est greffée à une moitié distale, traitée ou non traitée aux rayons X, cette dernière subit une invasion de cellules marquées provenant de la moitié basale. Cette migration en direction distale, à laquelle participent les cellules interstitielles et les nématocytes, est pourtant limitée à la couche ectodermique. Les cellules endodermiques n'y participent pas.
2. Les cellules migratrices se déplacent d'une manière active et individuelle le long de la mésoglée. Ce phénomène reconstituant l'aspect normal de la partie irradiée est déclenché spontanément et ne nécessite pas un stimulus traumatique.
3. L'ectoderme des régénérats se développant dans la partie non marquée de la chimère contient un pourcentage élevé de cellules marquées parmi lesquelles prédominent les cellules interstitielles et les nématocytes.

SUMMARY

1. If in *Hydra attenuata* Pall. an irradiated or normal distal half of a polyp is grafted onto a complementary proximal half which

previously has been labeled with tritiated Thymidin the ectoderm of the distal non labeled section of the chimaera is invaded by labeled interstitial cells and nematocytes. Epithelio-muscular cells of the ectoderm and entodermal cells do not participate in this distal migration.

2. The active migration of the mentioned cells occurring along the mesoglea is spontaneous and does not need the releasing stimulus of a distal amputation. As a result of this migration irradiated fragments regain quickly their normal histological aspect.
3. The ectoderm of distal regenerates of the non-labeled section contains a high percentage of labeled interstitial cells, nematocytes and epithelio-muscular cells.

LITERATURVERZEICHNIS

- BRIEN, P. 1953. *La perennité somatique*. Biol. Rev. 28: 308-349.
 — et M. RENIERS-DECOEN. 1955. *La signification des cellules interstitielles des Hydres d'eau douce et le problème de la réserve embryonnaire*. Bull. Biol. 89: 258-325.
- CAMPBELL, R. C. 1965. *Cell proliferation in Hydra: an autoradiographic approach*. Science 148: 1231-1232.
- EVLAKHOVA, V. F. 1946. *Form-building migration of regenerative material in Hydra*. C. R. (Doklady) Acad. Sci. URSS 53: 369-372.
- FICQ, A. 1959. *Autoradiography in: J. Brachet, The Cell Vol. I*. Academic Press New York 65-90.
- MARTIN, R. und P. TARDENT. 1963. *Kultur von Hydroiden-Zellen in vitro*. Rev. suisse Zool. 70: 312-316.
- STRELIN, G. S. 1928. *Röntgenologische Untersuchungen an Hydren*. Roux' Arch. 115: 27-51.
- TARDENT, P. 1966a. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 357-381.
 — 1966b. *Experimente zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 481-492.
 — und H. EYMANN. 1959. *Experimentelle Untersuchungen über den regenerationshemmenden Faktor von Tubularia*. Roux' Arch. 151: 1-37.
- ZAWARZIN, A. A. 1928. *Röntgenologische Untersuchungen an Hydren*. I. *Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Vermehrung und Regeneration von Pelmatohydra oligactis*. Roux' Arch. 115: 1-26.
-

N^o 29. **Pierre Tardent**, Zürich. — Experimente zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei *Hydra attenuata* (Pall.). (Avec 3 figures dans le texte.)

Zool. Institut der Universität, Zürich.

a. EINLEITUNG

Die geschlechtlichen Funktionszustände von *Hydra attenuata* (Pall.) entsprechen weder einem strengen Gonochorismus noch einem echten Hermaphroditismus. Die Getrenntgeschlechtigkeit, die sich darin äussert, dass einzelne Individuen dem männlichen resp. weiblichen Funktionszustand über lange Zeitspannen hinweg treu bleiben, herrscht vor. Es kommt jedoch innerhalb von eingeschlechtigen Klonen relativ häufig zur Geschlechtsumkehr in beiden Richtungen (KUWABARA 1936, BRIEN und RENIERS-DECOEN 1951, TARDENT 1966 et al.). Diese vereinzelt auftretenden spontanen Inversionen leiten in der Regel zu einem neuen wiederum stabilen Determinationszustand über (TARDENT 1966). Die seltenen Fälle von echtem Zwittertum beschränken sich stets auf eine einzige Sexualperiode und treten immer im Zusammenhang mit einer Geschlechtsumkehr auf.

Da unter frisch geschlüpften Polypen dieser Art beide Geschlechter vertreten sind und sich die Folge und Richtung der Inversionen keiner Gesetzmässigkeit unterziehen, ist das Inversionsphänomen nicht mit einer Proterandrie oder Proterogynie im klassischen Sinne vergleichbar. Die Art der geschlechtlichen Determinationszustände äussert sich hier in der Form eines labilen Gonochorismus oder, im Sinne der Terminologie von BACCI (1950), eines nicht balancierten Hermaphroditismus.

Die Ursachen der sporadisch auftretenden, spontanen Inversionen sind noch unbekannt. Diese können jedoch auf experimentellem Weg herbeigeführt werden. GOETSCH (1922) und WIESE (1953) hatten mit Hilfe der Transplantationstechnik versucht, Sexualchimären d.h. künstliche Zwitter von *Hydra attenuata* herzustellen. Die aus Teilstücken beider Geschlechter zusammengesetzten Indi-

viduen blieben jedoch nicht Zwitter, sondern wurden in der Folge entweder weiblich oder männlich. BRIEN (1962, 1964) hat später bei der streng gonochoristischen Art *Hydra fusca* zeigen können, dass im heterosexuellen Parabioseversuch der weibliche Funktionszustand durch die Anwesenheit des männlichen Transplantats unterdrückt wird, d.h. dass sich in den Sexualchimären jener Art das männliche Geschlecht durchsetzt. BRIEN vermutet, dass dieses Phänomen nicht die unmittelbare Folge eines Überwanderns männlicher Keimzellen in den weiblichen Partner ist, sondern dass es möglicherweise auf einer stofflichen Beeinflussung beruht, wobei ein mit einem Sexualhormon vergleichbarer Faktor zu postulieren wäre. Mit diesem noch ungelösten Problem ist auch das Thema aufgezeigt, das der vorliegenden Arbeit über den Mechanismus der Geschlechtsdetermination zugrunde liegt.

b. MATERIAL UND METHODE

Über die Herkunft, die Haltung und verschiedene Aspekte der Sexualbiologie von *Hydra attenuata* (Pall.) wurde schon an anderer Stelle (TARDENT 1966) eingehend berichtet. Da kein auffälliger Geschlechtsdimorphismus vorliegt, kann das Geschlecht eines Polypen nur dann mit Sicherheit erkannt werden, wenn dieser in eine Sexualperiode eintritt und Ovarien resp. Hoden bildet. Die für die Herstellung von Sexualchimären verwendeten Tiere mussten deshalb schon in der dem Versuch vorangegangenen Sexualperiode nach Geschlecht und Klon-Zugehörigkeit sortiert und isoliert werden.

Das einfachste Experiment besteht darin, distale und proximale Hälften männlicher und weiblicher Polypen in reziproker Anordnung zur Verwachsung zu bringen (Fig. 1 A). Die beiden Hälften werden auf eine an ihren beiden Enden stumpf-geschmolzene Glaskapillare von ca. 0.2 mm Durchmesser aufgereiht. Damit sie nicht voneinanderweichen können, werden sie mit Hilfe von zwei aufgeweichten, ebenfalls auf die Kapillare geschobenen Gelatineplättchen aneinandergedrückt. Ungefähr eine Stunde nach erfolgter Transplantation ist die Verwachsung der Partner soweit fortgeschritten, dass die Gelatineplättchen entfernt und die Hydren von der Kapillare geschoben werden können. Da die Verwachsungs-

naht schon nach einigen Stunden verschwindet und sich die Fragmente komplementär ergänzen, entspricht das Resultat der Operation einem völlig normalen Polypen, der bei guter Fütterung rasch zur Bildung vegetativer Knospen übergeht. Diese werden im Laufe des Experiments wie die Pfropf-Chimären einzeln in Halbrundscheiden isoliert und überwacht. Der Zustand der Tiere wird in Abständen von 2 Tagen protokolliert. Die Fütterung mit Seeplankton verbunden mit einem Wasserwechsel erfolgt zweimal wöchentlich. Der aus diesem Vorgehen resultierende Funktionszustand der Chimären und ihrer Knospen kann erst anlässlich der ersten postoperativen Sexualperiode registriert werden. Eine Gewissheit über die Stabilität des Determinationszustandes kann aber nur dann erlangt werden, wenn die Überwachung der Versuchstiere über mehrere postoperative Sexualperioden ausgedehnt wird.

In einer zweiten, analogen Versuchsreihe wurden unter Ausnützung der gleichen Technik Sexual-Chimären erzeugt, deren männlicher Anteil sich auf Hypostom und Tentakelkranz resp. Stielteil beschränkt (Fig. 2 A).

In der letzten Versuchsserie endlich wurden die männlichen Hälften der Sexualchimären unmittelbar vor ihrer Vereinigung mit dem weiblichen Partner mit 6500 r bestrahlt¹. Diese Dosis ist für *Hydra* letal (ZAWARZIN 1928, STRELIN 1928, BRIEN und RENIERS-DECOEN 1955) und führt ca. 20 Tage nach erfolgter Bestrahlung zum langsamen Zerfall bestrahlter Tiere. Diesem Zerfall kann jedoch Einhalt geboten werden, wenn bestrahlte Körperteile auf gesunde, nicht bestrahlte Fragmente transplantiert werden (EVLA-KHOVA 1946). Die Strahlungsschäden werden — wie zu vermuten ist — dadurch rückgängig gemacht, dass interstitielle Zellen, Nematoblasten und Nematocyten aus dem unbehandelten Teil in die bestrahlte Nachbarregion einwandern (TARDENT und MORGENTHALER 1966). Pfropfchimären, bei denen die männliche Hälfte mit 6500 r bestrahlt worden war, entwickeln sich deshalb normal, bilden vegetative Knospen und Gonaden. Die technischen Angaben betr. Röntgenbestrahlung sind an einer anderen Stelle veröffentlicht worden (TARDENT und MORGENTHALER 1966).

¹ Die Bestrahlung wurde mit der Röntgen-Anlage des Zool. Instituts der ETH durchgeführt. Herrn Prof. H. ULRICH und seinen Mitarbeitern, den Herren Dr. F. WÜRGLER und H. SPRING, danke ich für die Mithilfe und die wertvollen Ratschläge.

c. RESULTATE

1. *Versuchsreihe (Fig. 1)*

In dieser Versuchsreihe wurden, wie Fig. 1 A erläutert, männliche und weibliche unbestrahlte Halb-Polypen in reziproker Anordnung zusammengesetzt. In der auf die Operation folgenden Beobachtungsperiode wurden die Chimären sowie die ersten 5 von diesen erzeugten Knospen auf ihren sexuellen Funktionszustand hin untersucht. Als Kontrollen dienten je 5 männliche und weibliche, aus den gleichen Klonen stammende Individuen, bei denen die Stabilität des geschlechtlichen Determinationszustandes überprüft wurde. Fig. 1 B, die die Resultate dieser Versuchsreihe wiedergibt, zeigt, dass diese Kontrolltiere während der zweimonatigen Beobachtungsperiode ihrem ursprünglichen Determinationszustand weitgehend treu blieben. In einem einzigen Fall entsprach das Geschlecht einer Knospe nicht demjenigen des Stamm-Polypen und bei drei weiteren Knospen konnte das Geschlecht nicht festgestellt werden, weil sie infolge einer Depression frühzeitig starben.

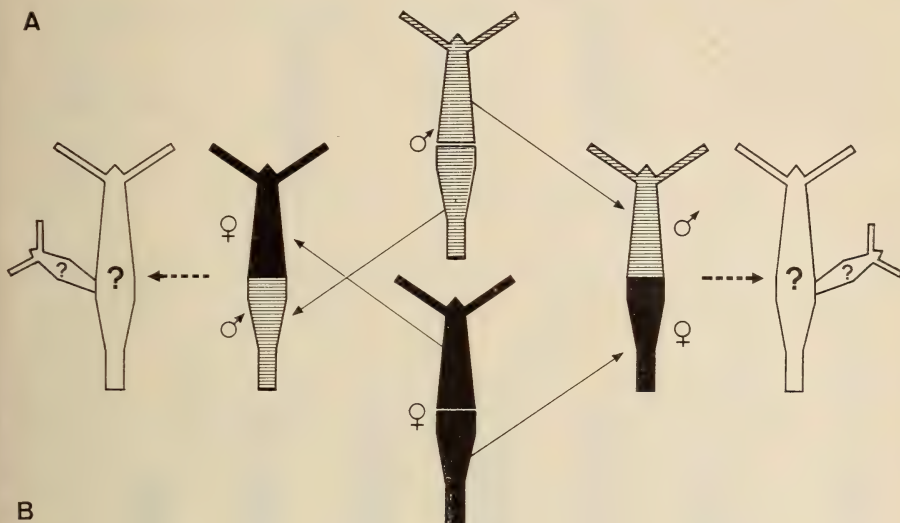
Die Sexualchimären und ihre Knospen dagegen erwiesen sich im Laufe der ersten postoperativen Sexualperiode von zwei Ausnahmen abgesehen als männlich, ungeachtet dessen, ob das männliche Halbstück in der Chimäre eine distale oder proximale Position inne hatte. Zwei Knospen allerdings bildeten Ovarien. Diese beiden Ausnahmen könnten jedoch auf eine von der operativen Massnahme unabhängige spontane Inversion zurückgeführt werden, wie sie ja auch vereinzelt bei männlichen Kontrolltieren beobachtet werden konnte (TARDENT 1966).

Die Ergebnisse zeigen deutlich, dass bei den aus Halbtieren zusammengesetzten Sexualchimären der weibliche Funktionszustand unterdrückt wird, und dass die vom männlichen Partner ausgehende vermännlichende Wirkung sich auch auf die vegetativen Nachkommen der Chimären überträgt (vergl. auch Kontrollen der 3. Versuchsreihe, Fig. 3 B). Der Frage, wie gross der männliche Anteil der Chimären sein muss, damit sich dieser durchzusetzen vermag, ist die folgende Versuchsreihe gewidmet.

2. *Versuchsreihe (Fig. 2).*

Die Versuchsanordnung (Fig. 2 A) ist grundsätzlich gleich wie in der soeben beschriebenen Versuchsserie, mit dem einzigen Unter-

schied, dass jetzt die männlichen Anteile der Sexualchimären gegenüber denjenigen der weiblichen Partner hinsichtlich ihrer Grösse stark benachteiligt sind.



B
































Vers. 200-	Stammtier			1.Knospe			2.Knospe			3.Knospe			4.Knospe			5.Knospe			Total	
	n	♂	♀	?	♂	♀	?	♂	♀	?	♂	♀	?	♂	♀	?	♂	♀	?	n=30
210																			♂ = 26 ♀ = 1 ? = 3	
																				♂ = 0 ♀ = 30 ? = 0
																			♂ = 25 ♀ = 2 ? = 3	
																				♂ = 25 ♀ = 0 ? = 5

FIG. 1

Versuchsanordnung (A) und Resultate (B) der 1. Versuchsreihe.

Die Resultate zeigen (Fig. 2 B), dass ein hoher Prozentsatz der Sexualchimären, deren männlicher Anteil sich auf den Apical-

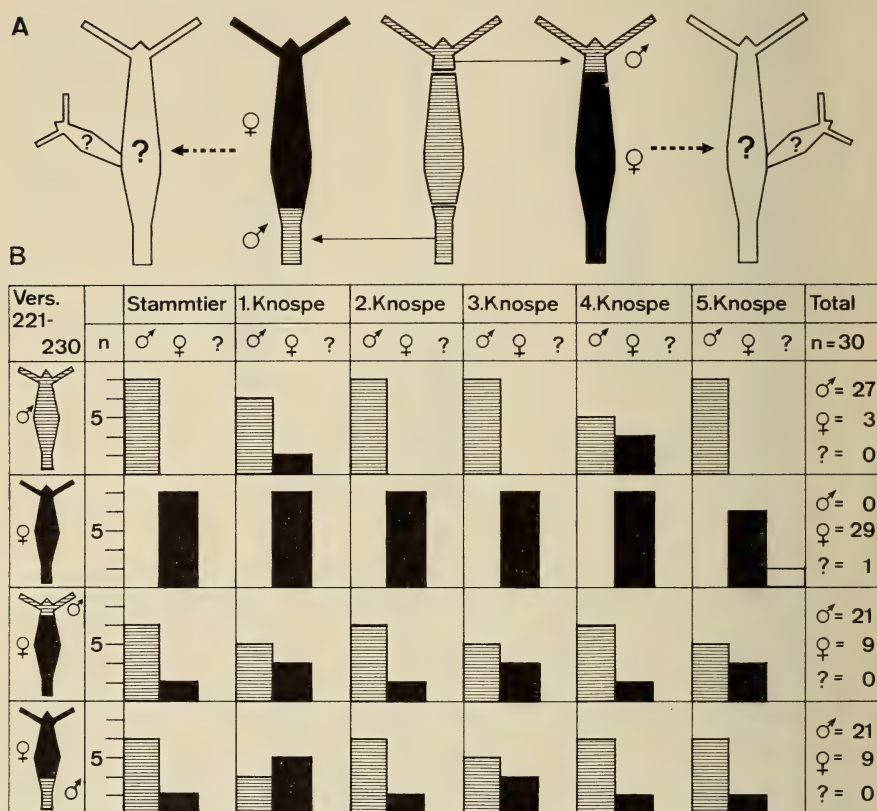


FIG. 2.

Versuchsanordnung (A) und Resultate (B) der 2. Versuchsreihe.

komplex (Mundfeld und Tentakelkranz) beschränkt, zum männlichen Funktionszustand übergeht. Dies gilt auch für die Chimären, bei denen ein kurzes Stück einer männlichen Polypenbasis (Stielteil) mit einem komplementären weiblichen Teilstück zur Verwachsung gebracht wurde. Die Vermännlichung der Chimären und ihrer Knospen ist in beiden Fällen nicht so ausgesprochen wie in der Versuchsreihe 1, aber sie ist doch deutlich genug, um demonstrieren

zu können, dass auch grosse weibliche Teilstücke von kleinen männlichen Transplantaten distalen und proximalen Ursprungs umgestimmt werden können.

3. Versuchsreihe (Fig. 3).

In dieser Versuchsreihe wurden die männlichen Partner der Sexualchimären unmittelbar vor ihrer Vereinigung mit den weib-

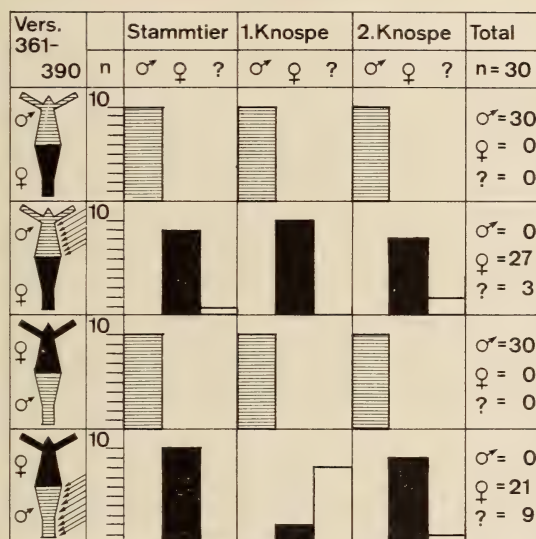


FIG. 3.

Resultate der 3. Versuchsreihe (Versuchsanordnung siehe Fig. 1 A).

lichen Teilstücken mit 6500 r bestrahlt. Mit Ausnahme dieser zusätzlichen Massnahme bleibt die Versuchsanordnung jedoch gleich wie die der 1. Versuchsreihe (Fig. 1 A). Als Kontrolle dienen nun reziproke Chimären, deren männlicher Anteil nicht bestrahlt wurde. Wie Fig. 3 zeigt, verhalten sich diese Kontroll-Chimären und ihre Knospen genau wie Chimären der 1. Versuchsreihe; d.h. alle gehen zum männlichen Geschlecht über.

Diejenigen Chimären jedoch, deren männliche Hälfte der Wirkung von Röntgenstrahlen ausgesetzt worden waren, erwiesen sich in der Folge ausnahmslos als weiblich. Dies gilt auch für die

von ihnen gebildeten Knospen. Die Röntgenbehandlung hat demzufolge zwei Wirkungen:

1. sie neutralisiert den vom männlichen Transplantat ausgehenden vermännlichenden Effekt.
2. sie unterdrückt im männlichen Teil den männlichen Funktionszustand zugunsten des weiblichen.

d. DISKUSSION

Die verschiedenen Phänomene des Sexualverhaltens der labil gonochoristischen *Hydra attenuata* (Pall.) (KUWABARA 1936, BRIEN & RENIERS-DECOEN 1951, WIESE 1953, TARDENT 1966), insbesondere das Auftreten von spontanen Inversionen und dasjenige hermaphroditischer Individuen, sprechen für einen phänotypischen Determinationsmechanismus. In diesem Sinne sind — wie mir scheint — auch die Ergebnisse der hier besprochenen Parabiose-Versuche zu deuten. Infolge des Kontaktes mit männlichen Fragmenten wird der sexuelle Funktionszustand der komplementären weiblichen Partner invertiert, wobei es zu untersuchen gilt, auf welchem Weg das männliche Transplantat seinen Einfluss geltend macht. Es müssen dabei die folgenden zwei Möglichkeiten erwogen werden:

1. Die Vermännlichung des weiblich determinierten Systems erfolgt auf stofflichem d.h. hormonalem Weg.
2. Männlich determinierte Keimzellen, in diesem Fall interstitielle Zellen, dringen in den benachbarten weiblichen Teil der Chimäre ein. Ihre Anwesenheit bewirkt in diesem eine Inversion des sexuellen Funktionszustandes.

Die erste erwähnte Möglichkeit kann durch keinen der vorliegenden Befunde vollständig entkräftet werden. Alle Versuche, eine Vermännlichung weiblicher Polypen durch Behandlung mit männlichen Extrakten herbeizuführen, sind erfolglos geblieben (TARDENT unveröffentlicht). Die negativen Resultate sind jedoch nicht schlüssig, weil nicht festgestellt werden kann, ob die aktive Komponente der Extrakte, falls eine solche vorliegt, ihren Wirkungsort überhaupt erreichen kann. Falls tatsächlich ein vermännlichendes

Agens für die beschriebene Wirkung verantwortlich ist, kann dieses — wie wir aus den Bestrahlungs-Versuchen schliessen müssen — durch Röntgenstrahlen inaktiviert werden.

Die Befunde sprechen — wie mir scheint — mehr zugunsten der zweiten Möglichkeit. In einer anderen Arbeit konnte gezeigt werden (TARDENT und MORGENTHALER 1966), dass zwischen männlichen und weiblichen Partnern von Sexualchimären ein reger Austausch von individuell wandernden Zellen herrscht. Unter diesen finden sich u.a. auch die als Keim-Zellen in Frage kommenden I-Zellen (BRIEN und RENIERS-DECOEN 1951, BRIEN 1964). Es ist ausserdem bekannt (EVLAKHOVA 1946, BRIEN und RENIERS-DECOEN 1955), dass sich gerade diese Zellen durch eine grosse Röntgen-Empfindlichkeit auszeichnen und deshalb in bestrahlten Fragmenten selektiv ausgeschaltet werden. Diese Tatsachen lassen vermuten, dass in normalen Sexualchimären männlich determinierte Keimzellen in den weiblichen Nachbarn übertreten und dort die Population weiblicher Keimzellen in einer noch unbekannten Weise an der Ausübung ihrer Funktionen hindern oder sie sogar umdeterminieren. Werden die Keimzellen des männlichen Teils jedoch durch Bestrahlung ausgeschaltet, vermag sich, da die erwähnte Invasion ausbleibt, der weibliche Anteil der Chimäre durchzusetzen, wobei nun weiblich determinierte Keimzellen in den von Keimzellen verwaisten männlichen Partner eindringen. Gegen diese Interpretation des Phänomens spricht jedoch die Tatsache, dass auch kleine männliche Transplantate, die wenig interstitielle Zellen enthalten, wie z.B. die Polypenbasis (TARDENT 1954) die Fähigkeit besitzen, in grossen weiblichen Fragmenten eine Inversion herbeizuführen (Fig. 2 B).

Keine der beiden Hypothesen kann also mit dem zurzeit verfügbaren Belegmaterial endgültig bestätigt resp. widerlegt werden. Es wird notwendig sein, das Verhalten der Keimzellen in Sexualchimären mittels Isotopenmarkierung genauer zu untersuchen.

Mit Sicherheit kann jedoch gesagt werden, dass die Geschlechtsdetermination bei *Hydra attenuata* (Pall.) nicht einem im apicalen Organbereich (BRIEN 1953) lokalisierten und in distoproximaler Richtung wirkenden Organisator-Zentrum unterworfen ist, wie dies von BURNETT (1965) postuliert wird; denn es konnte in dieser Arbeit deutlich gezeigt werden (2. Versuchsserie, Fig. 2 B),

dass eine Veränderung eines Determinationszustandes auch durch Transplantation von proximalen Körperteilen herbeigeführt werden kann, die ihren Einfluss in entgegengesetzter, also proximo-distaler, Richtung geltend machen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. *Hydra attenuata* (Pall.) ist eine labil gonochoristische Art, bei der spontane Inversionen des geschlechtlichen Funktionszustandes relativ häufig, echter Hermaphroditismus jedoch sehr selten vorkommen.
2. Werden komplementäre Fragmente weiblicher und männlicher Hydren in verschiedener Anordnung zur Verwachsung gebracht, so treten diese Sexualchimären und ihre Knospen fast ausnahmslos zum männlichen Funktionszustand über. Es genügen schon relativ kleine Transplantate (z.B. Stielteil), um eine Vermännlichung des benachbarten weiblichen Partners herbeizuführen.
3. Diese Wirkung unterbleibt jedoch, wenn der männliche Partner vor der Transplantation mit einer Strahlendosis von 6500 r behandelt wird.
4. Diese Ergebnisse werden im Zusammenhang mit der Frage des Mechanismus der Geschlechtsdetermination bei *Hydra* diskutiert.

RÉSUMÉ

1. Chez *Hydra attenuata* (Pall.), dont la détermination du sexe correspond à un gonochorisme labile, les inversions du sexe sont relativement fréquentes tandis que les cas d'hermaphrodisme sont extrêmement rares.
2. La grande majorité des chimères bisexuées obtenues par greffe, ainsi que leurs bourgeons, adoptent le sexe mâle. Il suffit de transplanter un fragment mâle relativement petit pour masculiniser la partie complémentaire femelle.
3. L'effet masculinisant de la greffe mâle est supprimé lorsque celle-ci est exposée à l'effet des rayons X avant d'être mise en parabiose.

4. Ces résultats sont discutés en relation avec le problème du mécanisme de la détermination du sexe chez l'Hydre.

SUMMARY

1. Sex determination in *Hydra attenuata* (Pall.) corresponds to a unbalanced hermaphroditism. Although inversions of the sex occur frequently, cases of true hermaphroditism are rare.
2. When complementary fragments of male and female polyps are grafted in various combinations the sex of the chimaera and their asexual offsprings is — with few exceptions — always male. This holds also when a male stalk is transplanted to a large female fragment.
3. The masculinizing effect of male grafts is, however, suppressed when the latter are subjected to X-ray treatment (6500 r) before being grafted onto female partners.
4. The significance of these findings for the problem of sex determination in hydra are discussed.

LITERATURVERZEICHNIS

- BACCI, G. 1950. *Alcuni problemi dell'ermafroditismo negli Invertebrati*. Boll. Zool. 17: 193-212, Suppl.
- BRIEN, P. 1953. *La perennité somatique*. Biol. Rev. 28: 308-349.
- 1962. *Contribution à l'étude de la biologie sexuelle: Induction gamétique et sexuelle chez les Hydres d'eau douce par des greffes en parabiose*. Bull. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. 48: 825-847.
- 1964. *Blastogénèse et gamétogénèse*. In: *L'origine de la lignée germinale*, 21-75. Herman, Paris.
- et M. RENIERS-DECOEN. 1951. *La gamétogénèse et l'intersexualité chez Hydra attenuata Pall.* Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 82: 285-327.
- 1955. *La signification des cellules interstitielles des Hydres d'eau douce et le problème de la réserve embryonnaire*. Bull. Biol. 89: 258-325.
- BURNETT, A. L. 1965. *Growth and cell differentiation in Hydra*. In: *Biological Research*, Western Reserve University, 8-9.
- EVLAKOVA, V. F. 1946. *Form-building migration of regenerative material in Hydra*. C. r. (Doklady) Acad. Sci. URSS 53: 369-372.

- GOETSCH, W. 1922. *Hermaphroditismus und Gonochorismus bei Hydrozoen*. Zool. Anz. 54: 6-18.
- KUWABARA, M. 1936. *Beiträge zur Kenntnis der Sexualität von Süßwasserhydroiden*. I. Die sexuellen Rassen von *Hydra attenuata*. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. Ser. VI, 5:95-111.
- STRELIN, G. S. 1928. *Röntgenologische Untersuchungen an Hydren*. Roux' Arch. 115: 27-51.
- TARDENT, P. 1954. *Axiale Verteilungs-Gradienten der interstitiellen Zellen bei Hydra und Tubularia und ihre Bedeutung für die Regeneration*. Roux' Arch. 146: 593-649.
- 1966. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 357-381.
- und U. MORGENTHALER. 1966. *Autoradiographische Untersuchungen der Zellwanderung bei Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 468-480.
- WIESE, L. 1953. *Geschlechtsverhältnisse und Geschlechtsbestimmung bei Süßwasserhydroiden*. Zool. Jahrb. Abt. Zool. 64: 55-83.
- ZAWARZIN, A. A. 1928. *Röntgenologische Untersuchungen an Hydren*. Roux' Arch. 115: 1-26.

N° 30. **J. Gallera**, Genève. — Mise en évidence du rôle de l'ectoblaste dans la différenciation des somites chez les Oiseaux ¹. (Avec 5 figures dans le texte)

Laboratoire d'Embryologie expérimentale, Institut d'Anatomie, Université de Genève.

INTRODUCTION

Plusieurs auteurs ont tenté d'analyser expérimentalement le problème de la segmentation du matériel somitique chez les Oiseaux (GRÜN WALD 1936, SPRATT 1955 et BELLAIRS 1963, pour ne citer que les recherches les plus importantes). En ce qui concerne la différenciation tardive des différents dérivés des somites, nous sommes particulièrement bien renseignés sur les facteurs responsables de la

¹ Travail subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

différenciation du matériel sclérotomial (WATTERSON et FOWLER 1954, STRUDEL 1955-1963). En revanche les premiers stades de la différenciation des somites, à savoir la formation du dermatome et du sclérotome, n'ont pas été soumis à une analyse expérimentale approfondie.

Dans nos expériences plus anciennes (1964), nous avons transplanté divers fragments de la ligne primitive sur la face ventrale de l'aire opaque ou, plus rarement, sur la région antéro-latérale de l'aire pellucide pour étudier leur pouvoir inducteur. Les greffons ont été appliqués la face ventrale contre l'ectoblaste de l'hôte. A l'exception des somites, toutes les autres structures fournies par nos greffons se sont orientées conformément à l'axe dorso-ventral du matériel greffé. En revanche, les plaques dermiques des somites ont été toujours tournées vers l'ectoblaste de l'hôte. Cette observation semble indiquer que le feuillet externe déclenche la formation du dermatome dans le matériel somitique.

Afin de vérifier cette hypothèse nous avons réexaminé attentivement notre matériel ancien et entrepris des expériences nouvelles, consistant à greffer des plaques somitiques, leur face ventrale contre l'ectoblaste, et à intercaler une rangée de quelques somites soit entre deux couches d'ectoblaste soit entre deux couches d'endoblaste.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Les expériences sont faites sur des blastodermes de White Leghorn cultivés *in vitro*. Le blastoderme est excisé du jaune d'œuf avec une rondelle de la membrane vitelline, laquelle est tendue sur un anneau de verre emboîté dans un autre. L'ensemble est posé sur un verre de montre contenant de l'albumen. Le blastoderme est orienté soit vers le haut soit vers le bas et dans ce dernier cas l'opération est pratiquée du côté dorsal par une fenêtre faite dans la membrane vitelline¹. Les interventions micro-chirurgicales sont exécutées à l'aide de fines aiguilles et d'anses d'irido-platine. Les blastodermes opérés sont incubés dans l'atmosphère saturée de vapeur d'eau 30 heures au maximum et fixés au Bouin. Les coupes sérieées sont colorées à l'hématoxyline-érythrosine.

¹ Le lecteur trouvera une description détaillée des techniques de culture *in vitro* employées dans notre laboratoire dans deux notes publiées en collaboration avec G. NICOLET dans le journal *Experientia* en 1961 et 1963.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX.

1. *Excision et transplantation de différentes régions de la moitié antérieure de la ligne primitive achevée.* Deux cents greffons environ ont été examinés sur des coupes sériées. Dans tous les cas, ces greffons ont été implantés leur face ventrale tournée vers l'ectoblaste du blastoderme-hôte. Ils ont été excisés à travers tous les feuillets du blastoderme, par conséquent leur face ventrale était primitivement revêtue de l'endoblaste, cependant, comme nous l'avons constaté, les cellules endoblastiques ne restent jamais en profondeur, mais, peu de temps après l'implantation du greffon, elles se déplacent en surface pour s'incorporer au feuillet interne. Par conséquent, le matériel mésoblastique fourni par nos greffons est toujours en contact direct avec l'ectoblaste du blastoderme-hôte.

Les prestations de nos greffons dépendent de la région de la ligne primitive sur laquelle ils ont été prélevés et, dans une certaine mesure, de leurs dimensions. La moitié environ de nos greffons ont formé des somites, mais comme plusieurs de nos blastodermes ont été fixés avant la différenciation des somites en dermatome et sclérotome, ce n'est que dans une quarantaine de cas que les plaques dermiques et les éléments sclérotomiaux se sont bien constitués. Dans tous ces cas, les plaques dermiques sont orientées vers l'ectoblaste du blastoderme-hôte. La figure 1 illustre l'un de

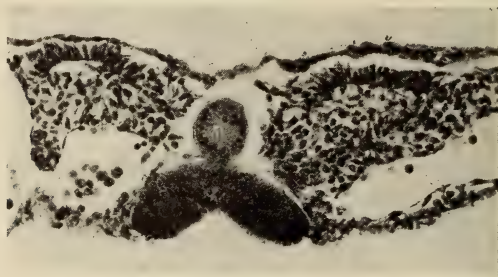


FIG. 1.

Coupe transversale des ébauches fournies par un fragment antérieur de la ligne primitive implanté, face ventrale contre l'ectoblaste, sur l'aire opaque d'un autre blastoderme. Les plaques dermiques des somites sont orientées vers l'ectoblaste du blastoderme-hôte.

ces cas. Le greffon, long de 0,6 mm et contenant le nœud de Hensen, a été transplanté sur l'aire vitelline d'un blastoderme au stade du prolongement céphalique. A cet âge, l'ectoblaste a déjà perdu ses compétences neurogènes, de sorte que le greffon n'a pu déclencher

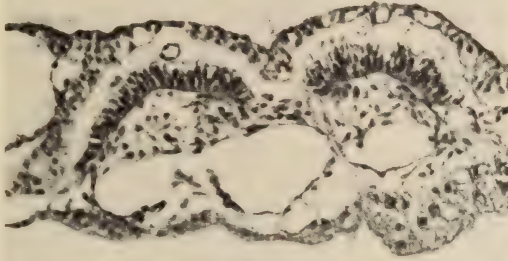


FIG. 2.

Les plaques somitiques ont été transplantées dans une niche pratiquée dans le rempart vitellin et appliquées la face ventrale contre l'ectoblaste. Nous voyons que le matériel sclérotomial présomptif a donné naissance aux plaques dermiques.

aucune induction neurale. Par contre, il a fourni, lui-même, une petite plaque neurale dont les bords se sont soudés à l'endoblaste vitellin du blastoderme-hôte. Ce greffon a encore formé une chorde et de nombreuses paires de somites. Ces derniers se sont différenciés contrairement à la polarité dorso-ventrale des autres structures fournies par le greffon. En effet, comme nous le voyons sur cette figure, la face ventrale des dermatomes est orientée vers la face ventrale de la plaque neurale formée par notre greffon, tandis que la face dorsale des plaques dermiques est tournée vers l'ectoblaste du blastoderme-hôte.

2. *Transplantation sur l'aire opaque du matériel somitique déjà mis en place.* Les deux plaques somitiques, prélevées sur des embryons pourvus de quelques paires de somites au plus, sont implantées côte à côte dans une niche pratiquée dans le rempart vitellin et appliquées la face ventrale contre l'ectoblaste. Seulement une partie de notre matériel a été étudié histologiquement. Pourtant, dans tous les cas examinés, où la différenciation était suffisante pour permettre un diagnostic sûr, nous avons constaté que la plaque

dermique était orientée vers l'ectoblaste, c'est à dire inversement à la polarité dorso-ventrale primitive de nos greffons. L'un de ces huit cas est représenté sur la figure 2. Les plaques somitiques ont été prélevées sur un embryon pourvu déjà de quatre paires de somites et elles ont été transplantées sur un blastoderme plus jeune. Son feuillet externe a réagi à la présence de nos greffons en prenant l'aspect de l'épithélium embryonnaire troncal. Les plaques dermiques, très bien différenciées, sont tournées vers cet ectoblaste, tandis que les cellules mésenchymateuses du sclérotome sont situées au-dessous et reposent en bas sur les parois de vaisseaux formés dans l'aire vasculaire du blastoderme-hôte.

3. *Une rangée de quelques somites troncaux est intercalée in situ entre deux couches d'ectoblaste.* Les embryons pourvus d'une à douze paires de somites, sont opérés du côté ventral. D'un côté de l'embryon, l'endoblaste est enlevé du matériel somitique et du bord interne de la lame latérale. Sur un autre embryon, nous excisons une longue bande d'ectoblaste dénudé au niveau de la région didermique et plus en avant. Cette bande est posée sur les somites et la plaque somitique décortiqués de l'endoblaste. Très vite, l'ectoblaste greffé se soude au feuillet interne. Cependant, l'ectoblaste greffé ne peut adhérer à la paroi ventrale des somites

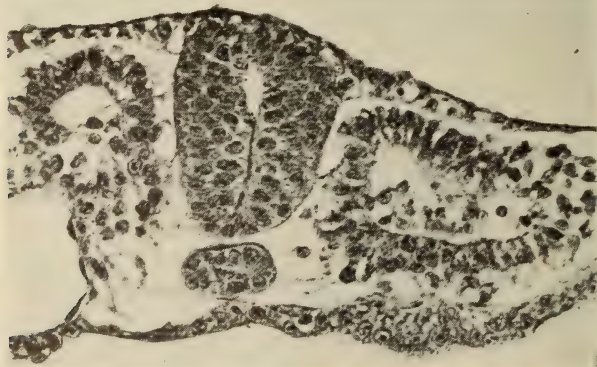


FIG. 3.

Coupe transversale d'un embryon où quelques somites troncaux ont été revêtus du côté ventral par l'ectoblaste prélevé sur la région antérieure d'un autre blastoderme. A droite de la figure, le somite, contenu entre les deux couches d'ectoblaste, a formé deux plaques dermiques.

qu'en arrière de l'intestin céphalique. Sur les coupes sériées de nos embryons, nous l'avons retrouvé sur la longueur de cinq à huit somites troncaux, en comptant à partir du niveau des veines omphalo-mésentériques. Dans tous les cas (10), où l'ectoblaste greffé était en contact avec la paroi ventrale des somites, celle-ci s'est différenciée en plaque dermique. Il va de soi que ces somites ont aussi donné naissance aux dermatomes situés normalement, sous l'épiblaste troncal de l'embryon.

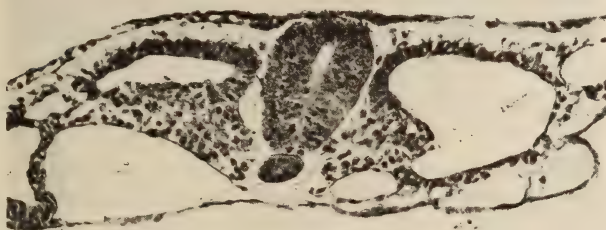


FIG. 4.

Coupe transversale pratiquée à la hauteur d'une paire de somites troncaux. Le somite gauche est normal, tandis que le droit, contenu entre deux couches d'ectoblaste, est fortement dilaté et pourvu de deux plaques dermiques. Son sclérotome, très réduit quantitativement, s'est constitué à partir de l'angle médio-ventral du somite en question.

Chez l'embryon, dont la coupe transversale est reproduite sur la figure 3, l'ectoblaste greffé s'est fortement contracté et épaissi. Il s'étend le long de cinq somites troncaux et sous la chorde. Ces somites, situés entre deux couches d'ectoblaste, sont pourvus de deux plaques dermiques. En effet, comme nous le voyons sur notre figure (à droite), le dermatome correspondant à l'ectoblaste greffé s'est différencié aux dépens du matériel somitique qui devrait normalement fournir le sclérotome. Rien d'étonnant alors que ce dernier ne soit représenté que par quelques cellules qui se détachent de la paroi du somite tournée vers le tube neural.

La figure 4 reproduit, sous un grossissement plus petit, une coupe transversale d'un autre embryon. Dans ce cas, l'ectoblaste

greffé ventralement est très mince et légèrement ondulé. La distance entre cet ectoblaste et l'épiblaste de l'embryon est nettement plus grande que dans le cas précédent. La cavité du somite (à droite sur la figure) est anormalement dilatée et sa paroi amincie. Grâce à cette dilatation, les parois du somite restent en contact avec les deux couches d'ectoblaste et il a pu former deux plaques dermiques. On serait tenté de dire que le matériel somitique est « attiré » par le feuillet externe, auquel, d'ailleurs, les deux dermatomes sont reliés par de très fins filaments plasmatiques. Le sclérotome, très réduit quantitativement par rapport à celui développé du côté opposé de l'embryon, provient exclusivement de l'angle médio-ventral de notre somite à deux plaques dermiques.

Chez les quatre derniers embryons de cette série expérimentale, l'une des aortes primitives, très dilatée et éventuellement divisée en quelques branches parallèles, sépare l'ectoblaste greffé des somites sus-jacents. Ces somites n'ont formé qu'une seule plaque dermique. Elle est située normalement, sous l'épiblaste de l'embryon. Ce résultat montre que l'ectoblaste greffé n'exerce une action efficace sur la différenciation de la paroi ventrale du somite qu'à une petite distance.

4. *Une rangée de quelques somites troncaux est intercalée in situ entre deux couches d'endoblaste.* Ces expériences, peu nombreuses (9 cas), nous serviront de contrôle.

Des embryons pourvus de quatre à neuf paires de somites sont opérés du côté dorsal. L'intervention micro-chirurgicale est pratiquée sur la région troncale antérieure. Surtout chez les embryons jeunes, la gouttière neurale est encore largement ouverte et ses bords recouvrent partiellement les somites. D'un côté de l'embryon, le bord de la plaque neurale et l'ectoblaste situé plus latéralement sont séparés soigneusement du mésoblaste et excisés sur une longueur correspondant à une rangée de quelques somites. Les donneurs de l'endoblaste sont au stade de la ligne primitive. Une bande de l'endoblaste est prélevée sur la région antérieure de l'aire pellucide où se trouve le croissant antérieur de Duval. L'endoblaste excisé est transplanté sur la face dorsale de l'embryon-hôte et implanté sur sa région dénudée du feuillet externe. L'endoblaste greffé se soude facilement au bord de l'incision faite à travers la moitié gauche de la plaque neurale et à l'ectoblaste extra-

embryonnaire, de sorte que quelques somites (jusqu'à 6) sont intercalés entre deux couches d'endoblaste.

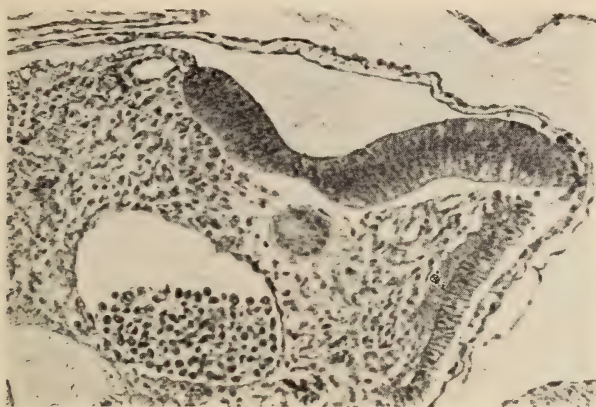


FIG. 5.

Coupe transversale d'un embryon dont l'épiblaste troncal a été remplacé sur une certaine étendue par une bande de l'endoblaste vitellin. A ce niveau, la plaque neurale est largement étalée, cependant le somite droit, revêtu d'épiblaste, est normalement différencié en dermatome, sclérotome et myotome. Du côté opposé et dépourvu d'épiblaste, les somites se sont dispersés en une épaisse couche de cellules mésenchymateuses.

Le développement général des embryons opérés n'est que légèrement altéré. A l'endroit opéré, la gouttière neurale n'arrive pas, dans la majorité des cas, à se fermer et les somites se dispersent en cellules mésenchymateuses qui remplissent plus ou moins uniformément l'espace contenu entre l'ébauche neurale, la chorde et l'aorte. Nous avons représenté ces relations sur notre figure 5. Du côté droit de l'embryon, nous voyons un somite normal, différencié déjà en dermatome, sclérotome et myotome. Au contraire, sous la moitié gauche de la plaque neurale et plus latéralement, sous l'endoblaste greffé qui a gardé son caractère vitellin, nous n'avons affaire qu'à un magma de cellules mésenchymateuses plus condensées que celles du sclérotome normal.

Rapportons encore que la dispersion des somites en mésenchyme n'est pas toujours complète au niveau du bord antérieur et postérieur de l'endoblaste greffé. Les somites situés dans ces régions limitrophes ne forment jamais de plaques dermiques, mais peuvent persister sous forme de petits amas de cellules volumineuses et

claires qui se seraient peut-être différenciées en éléments musculaires.

DISCUSSION.

Les greffes des fragments antérieurs de la ligne primitive et de plaques somitiques déjà formées sous l'ectoblaste périphérique d'autres blastodermes nous ont fait présumer que la différenciation du dermatome dépend de l'ectoblaste. En effet, nos greffons, bien que leur face ventrale ait été appliquée contre l'ectoblaste, ont fourni des somites dont les plaques dermiques ont été toujours orientées vers le feuillet externe du blastoderme hôte.

Nos expériences de contrôle, où une rangée de quelques somites troncaux a été intercalée entre deux couches d'endoblaste, ont montré qu'en l'absence de l'ectoblaste le dermatome ne peut pas se former. Les somites contenus entre deux couches d'endoblaste se dispersent en mésenchyme et, éventuellement, donnent naissance à quelques petits amas de cellules condensées et d'aspect plus ou moins myotomial.

En revanche, les somites intercalés entre deux couches d'ectoblaste donnent deux plaques dermiques, l'une correspondant au dermatome normal et une autre formée aux dépens de cellules sclérotomiales présomptives.

La confrontation de nos résultats apporte la preuve irréfutable que le contact de l'ectoblaste et du matériel somitique est non seulement indispensable à la formation du dermatome, mais que l'ectoblaste est capable d'induire la formation d'une plaque dermique même dans le matériel sclérotomial présomptif.

Insistons encore sur le fait que cette influence sur la différenciation du matériel somitique est exercée aussi bien par l'épiblaste embryonnaire que par celui de l'aire vasculaire ou même vitelline. Mentionnons enfin, en anticipant sur les premiers résultats de nos expériences actuellement entreprises, que le neurectoblaste semble être totalement dépourvu de toute action inductrice dermatogène sur le matériel somitique.

RÉSUMÉ.

Différents types d'interventions microchirurgicales sont exécutés sur de jeunes blastodermes de poulet cultivés *in vitro*.

Des fragments de la ligne primitive ou de plaques somitiques déjà formées sont transplantés sur des blastoderms-hôtes dans l'aire opaque et quelquefois dans l'aire pellucide. Quoique ce soit toujours la face ventrale de ces greffons qui soit appliquée contre l'ectoblaste, les plaques dermiques des somites, qu'ils ont formés, sont sans exception tournées vers le feuillet externe de l'hôte.

Une rangée de quelques somites troncaux est intercalée *in situ* entre deux couches d'ectoblaste. De ces somites dérivent deux dermatomes, l'un situé normalement, l'autre différencié aux dépens du matériel sclérotomial présomptif.

Si nous excisons, d'un côté du corps embryonnaire, l'épiblaste recouvrant les somites troncaux pour le remplacer par une bande d'endoblaste, les somites disposés entre les deux couches endoblastiques ne forment jamais de plaques dermiques, mais se dispersent en mésenchyme.

Tous ces résultats démontrent que l'ectoblaste, aussi bien embryonnaire que périphérique, induit dans le matériel somitique jeune la formation du dermatome.

SUMMARY.

Various kinds of microsurgical experiments are performed on young *in vitro* cultured chick blastoderms.

Grafts of the primitive streak or of segmental plates already formed are transplanted on host blastoderms in the area opaca and sometimes in the area pellucida. Although the ventral side of these grafts is always put against the ectoblast, the cutis plates of the somites formed by them are in all cases turned towards the outer layer of the host.

A row of a few trunkal somites is intercalated *in situ* between two ectoblastic layers. From these somites derive two dermatomes, one orthotopically, the other coming from the presumptive sclerotomic material.

If we excised, on one side of the embryonic body, the epiblast covering the trunkal somites, in the place of which we graft a piece of endoblast, the somites lying between the two endoblastic layers never form cutis plates, but are scattered into mesenchymal cells.

All these results demonstrate that the embryonic as well as the extra-embryonic ectoblast induces in the early somitic material the formation of the dermatome.

ZUSAMMENFASSUNG.

Verschiedene Arten von micro-operativen Eingriffen werden an jungen *in vitro* kultivierten Hühnchenkeimscheiben ausgeführt.

Fragmente von dem Primitivstreifen oder von den schon gebildeten Ursegmentplatten werden auf Empfängerkeimscheiben in dem Area opaca und manchmal in dem Area pellucida überpflanzt. Obwohl die ventrale Seite von diesen Transplanten auf den Ektoblast liegt, werden die Hautsegmente der von diesen gebildeten Somiten, ausnahmslos nach dem ausseren Keimblatt des Empfängers orientiert.

Eine Reihe von einigen Rumpfursegmenten wird zwischen zwei ektoblastischen Schichten *in situ* eingeschoben. Aus diesen Ursegmenten werden zwei Dermatome gebildet: eines normal orientiert, das andere von dem presumptiven sclerotomischen Material differenziert.

Wir schneiden den die Rumpfursegmente deckende Epiblast auf einer Seite des Embryones aus, sodass wir diesen durch einen endoblastischen Teil vertauschen können. Die zwischen den zwei endoblastischen Schichten gelegenen Ursegmente bilden nie Hautsegmente, aber sie zerstreuen sich in mesenchymale Zellen.

Alle diese Ergebnisse beweisen, dass der Embryonenektoblast, und in gleicher Weise der extra-embryonale Ektoblast die Bildung des Dermatoms in dem frühen Ursegmentmaterial induzieren.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLAIRS, R. 1963. *The development of somites in the chick embryo*. J. Embryol. exp. Morph. 11: 697-714.
- GALLERA, J. 1964. *Excision et transplantation des différentes régions de la ligne primitive chez le poulet*. Bull. de l'Assoc. des Anat. 49: 632-639.
- et G. NICOLET. 1961. *Quelques commentaires sur les méthodes de culture « in vitro » de jeunes blastoderms de Poulet*. Experientia 17: 134.
- et I. IVANOV. 1964. *La compétence neurogène du feuillet externe du blastoderme de poulet en fonction du facteur « temps »*. J. Embryol. exp. Morph. 12: 693-711.

- GRÜNWARD, P. 1936. *Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen der Medularanlage zur Entwicklung der Urwirbel beim Huhn*. Arch. Entw. Mech. Org. 135: 389-407.
- NICOLET, G. et J. GALLERA. 1963. *Dans quelles conditions l'amnios de l'embryon de poulet peut-il se former en culture in vitro?* Experientia 19: 165.
- SPRATT, N. T. 1955. *Analysis of the organizer center in the early chick embryo. I. Localization of prospective notochord and somite cells*. J. exp. Zool. 128: 121-164.
- STRUDEL, G. 1955. *L'action morphogène du tube nerveux et de la chorde sur la différenciation des vertèbres et des muscles vertébraux chez l'embryon de poulet*. Arch. d'Anat. micr. et de Morph. exp. 44: 209-235.
- 1962. *Induction de cartilage in vitro par l'extrait de tube nerveux et de chorde de l'embryon de poulet*. Developmental Biol. 4: 67-86.
- 1963. *Autodifférenciation et induction de cartilage à partir de mésenchyme somitique de poulet cultivé in vitro*. J. Embryol. exp. Morph. 11: 399-412.
- WATTERSON, R. L., I. FOWLER and B. J. FOWLER. 1954. *The role of the neural tube and notochord in development of the axial skeleton in chicks*. Amer. J. Anat. 95: 337-400.
-

N^o 31. **R. Hauser und F. E. Lehmann**, Bern. — Abhängigkeit der normogenetischen Regeneration der Schwanzspitze bei *Xenopus laevis* Daud. von einem neurogenen Faktor im Liquor cerebrospinalis. (Mit 4 Textabbildungen)

Abteilung für Entwicklungs- und Tumorbologie des Zoologischen Instituts der Universität Bern.

1. AUTONOME REGENERATIONSLEISTUNGEN ISOLIERTER SCHWANZSTÜCKE

Am Anfang unserer Untersuchungen stand die Frage nach dem autonomen Regenerationsvermögen des isolierten *Xenopus*-schwanzes. Stücke aus der distalen Schwanzhälfte bleiben in Holtfreterlösung mindestens einen Monat am Leben und zeigen

zeitweise spontane Undulationsbewegungen, die zu Ortsveränderung führen können. Die Isolate bewahren ihre Regenerationsbereitschaft. Bipolare Zwischenstücke bilden sowohl an der proximalen als auch an der distalen Amputationsfläche kleine, aber morphologisch verhältnismässig normale Regenerate. Die Chorda ist vakuolisiert, das Neuralrohr erweitert sich zur typischen Endblase und zeigt in vielen Fällen eine klare Tendenz zur Differenzierung von Ganglienzellen. Die Muskulatur ist dagegen nur durch wenige undifferenzierte Myoblasten vertreten. Die *regenerative Minderleistung* ist also vorwiegend *quantitativ*. (HAUSER und LEHMANN 62, HAUSER 65.)

2. ANORMOGENETISCHE REGENERATION NACH UNTERBRECHUNG DER ZENTRALNERVÖSEN ACHSE BEIM GANZTIER

Es erhebt sich nun die Frage nach den Ursachen für diese Minderleistung. Handelt es sich da nicht um ein Scheinproblem? Die Schwanzregeneration ist ein epimorphotischer Prozess, und es liegt auf der Hand, dass ein solcher durch den Ausfall der Blutversorgung und damit der Ernährung stark gehemmt werden muss. Nun fehlt aber dem isolierten Schwanzstück nicht nur der Kreislauf, auch sein Zentralnervensystem ist reduziert. Das Gehirn und die proximalen Abschnitte des Neuralrohrs sind weggefallen. Bereits 1929 hat ARON nachgewiesen, dass für das normale Wachstum des larvalen Amphibienschwanzes ein vom Gehirn ausgehender und über das Rückenmark vermittelter *influx de croissance* verantwortlich ist. Wir stellten uns daher die Frage, ob ein solcher Einfluss des ZNS sich auch für das Regenerationswachstum aufzeigen lasse. *Dauerhafte Unterbrechungen der zentralnervösen Achse* an Ganztieren auf verschiedenen Niveaus (in der Schwanzbasis, unmittelbar hinter dem Nachhirn und hinter dem Mittelhirn, Exstirpation des Vorderhirns) führten zu folgenden Ergebnissen (HAUSER 65):

1. Die Ausschaltung des Vorderhirns verursacht keine Regenerationsstörung.
2. Alle andern Operationen sind von einer eindeutigen *regenerativen Minderleistung* gefolgt, die sich aber erst mit dem Eintritt des Regenerats in die Wachstumsphase (ab ca. dem 5. Tag nach Amputation) bemerkbar macht (Abb. 1) Die Wachs-

tumshemmung am Ende der Regenerationsperiode (20 Tage nach Amputation) beträgt ca. 50%. Kontrollen, bei denen

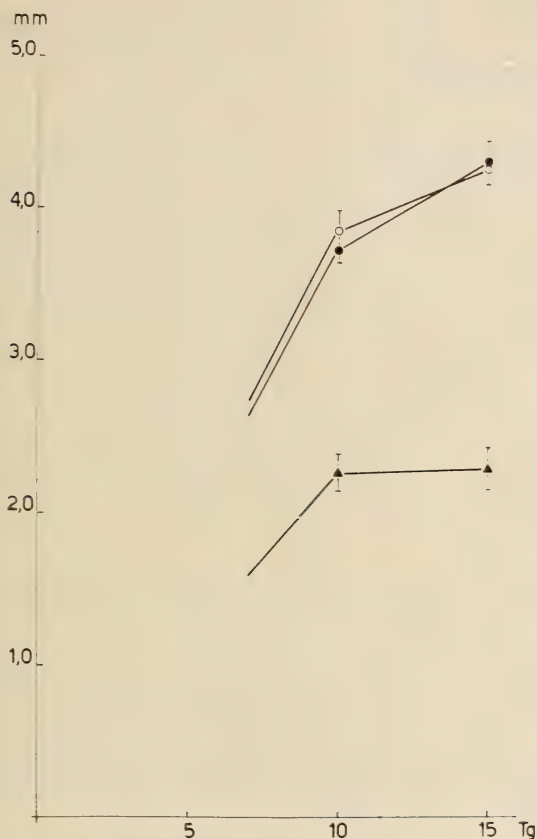


ABB. 1.

Längenwachstum der Schwanzregenerate nach Rückenmarkunterbrechung in der Schwanzbasis (▲). Verletzung von Chorda und Schwanzarterie unter Schonung des Rückenmarks (●) verursacht keine Regenerationsstörung im Vergleich mit Kontrollen (○), denen ohne weiteren Eingriff 7 mm der Schwanzspitze amputiert wurden.

Chorda und Schwanzarterie stark geschädigt wurden, regenerieren normal. Die Regenerationshemmung ist also nicht die Folge einer Wundsetzung. Das Regenerat ist auch morphologisch atypisch, die Chorda gleicht sich dem Chordastumpf im Durchmesser nicht an und ist stark verbogen. Die Differenzie-

rung der Muskulatur bleibt hinter den Kontrollen zurück. (Abb. 4A) Auf weitere Details können wir hier nicht eingehen (siehe dazu HAUSER 65). Jedenfalls steht fest, dass das intakte ZNS für die normogenetische Schwanzregeneration notwendig ist und es scheint, dass der neurogene Einfluss aus dem mittleren Hirnbereich stammt.

In diesem Zusammenhang sind Befunde von HADORN (47) an jungen Molchlarven wichtig. Die Dekapitierung vor Stadium 35 führte zu einer ventralen Abbiegung (*Kyphose*) des ganzen Schwanzes, wenn sie hinter dem Mittelhirn erfolgte. Bei älteren Larven beschränkte sich die Abbiegung auf die Schwanzspitze; häufig kam es auch zu welligen Verbiegungen. Bei der von UEHLINGER (65) an der letzten Tagung der SZG besprochenen *Xenopus*-Mutante *kt* konnte ich zeigen, dass im *Gebiet der abgewinkelten Schwanzspitze das Rückenmark unterbrochen* ist. (Stad. 53.) Möglicherweise ist ein frühembryonaler Defekt im Neuralrohr die Ursache für die anormogenetische Entwicklung der Schwanzspitze.

3. TRANSPORT EINES NEUROGENEN FAKTORS IM LIQUOR CEREBROSPINALIS?¹

In unsern weiteren Versuchen gingen wir von der Arbeitshypothese aus, dass im Gebiet der mittleren Hirnabschnitte der Produktionsort einer trophischen Substanz liege und diese dann über das Rückenmark in die Amputationszone gelange. Für den Transport stünden zwei Wege offen:

1. Über Nervenfasern oder
2. im Liquor cerebrospinalis des Zentralkanals.

Wir suchten nach einer Möglichkeit, den einen Weg zu blockieren ohne den andern zu behindern. Als verhältnismässig einfach erwies es sich, den *Liquortransport zu verunmöglichen*.

Mit einer feinen Mundpipette injizierten wir 1% *Agar*, der bei 35–40° C noch flüssig war, durch das Dach des Nachhirns in die Ventrikel. Zur Verhinderung eines Überdrucks im Gehirn

¹ Mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und der bernischen Hochschulstiftung.

wurden in den beiden Vorderhirnhemisphären und in der Nachhirnbasis feine Einstiche angebracht. Färbung des Agars mit Karmin zeigte, dass sämtliche Ventrikel ausgefüllt wurden. Durch diesen Eingriff wurde das normale Schwimmverhalten der Larven in keiner Weise gestört. Diese Feststellung ist besonders wichtig, da sie beweist, dass die normale Funktion des ZNS erhalten blieb. Den Versuchstieren wurden dann, wie das bei unsern Regenerationsversuchen üblich ist, 7 mm der Schwanzspitze amputiert.

In einer ersten Versuchsserie wurden bei 16 Tieren die *Gehirnventrikel* nach der oben beschriebenen Methode mit Agar gefüllt.

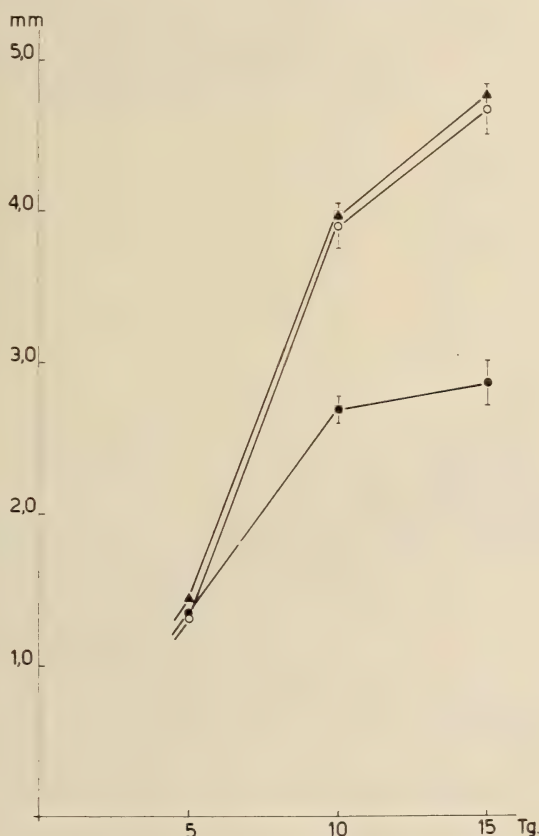


ABB. 2.

Längenwachstum der Schwanzregenerate nach Füllung der Gehirnventrikel mit Agar (●). Tiere, denen anstelle von Agar Holtfreterlösung injiziert wurde (○), regenerieren gleichartig wie Kontrollen mit einfacher Amputation der Schwanzspitze (▲).

Als Kontrollen führten wir neben Tieren, denen ohne weiteren Eingriff der Schwanz amputiert war, auch solche mit, denen anstelle von Agar nur Holtfreterlösung in die Gehirnvventrikel injiziert

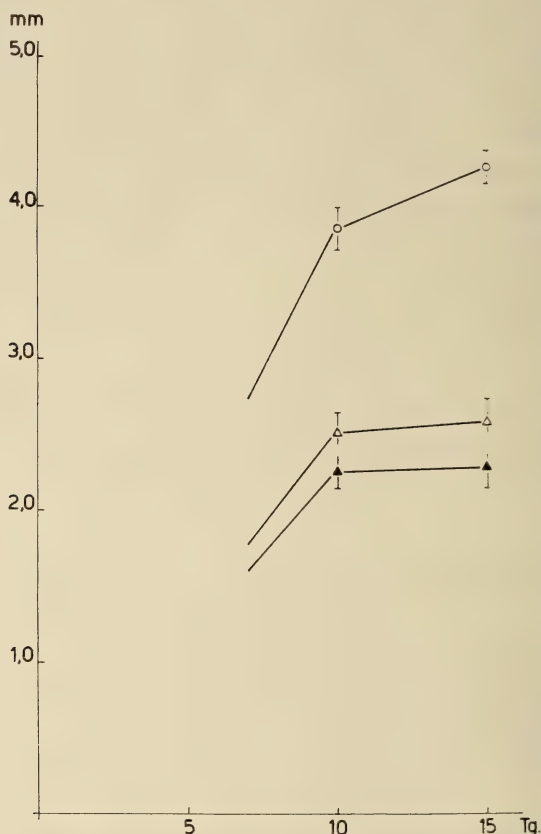


ABB. 3.

Identität der Auswirkung von Rückenmarksdurchtrennung (▲) und Füllung der Gehirnvventrikel mit Agar (△) auf das Regeneratswachstum. Kontrollen mit einfacher Amputation der Schwanzspitze (○).

wurde. Die Resultate fielen eindeutig aus (Abb. 2). Die Agar-Tiere zeigten eine stark verminderte Regenerationsleistung. Die Kontrolltiere beider Gruppen regenerierten gleichartig normal. Somit war die Regenerationshemmung mit Sicherheit nicht auf den operativen Eingriff als solchen zurückzuführen. Morphologisch wiesen die gehemmten Regenerate die gleichen Defekte wie dieje-

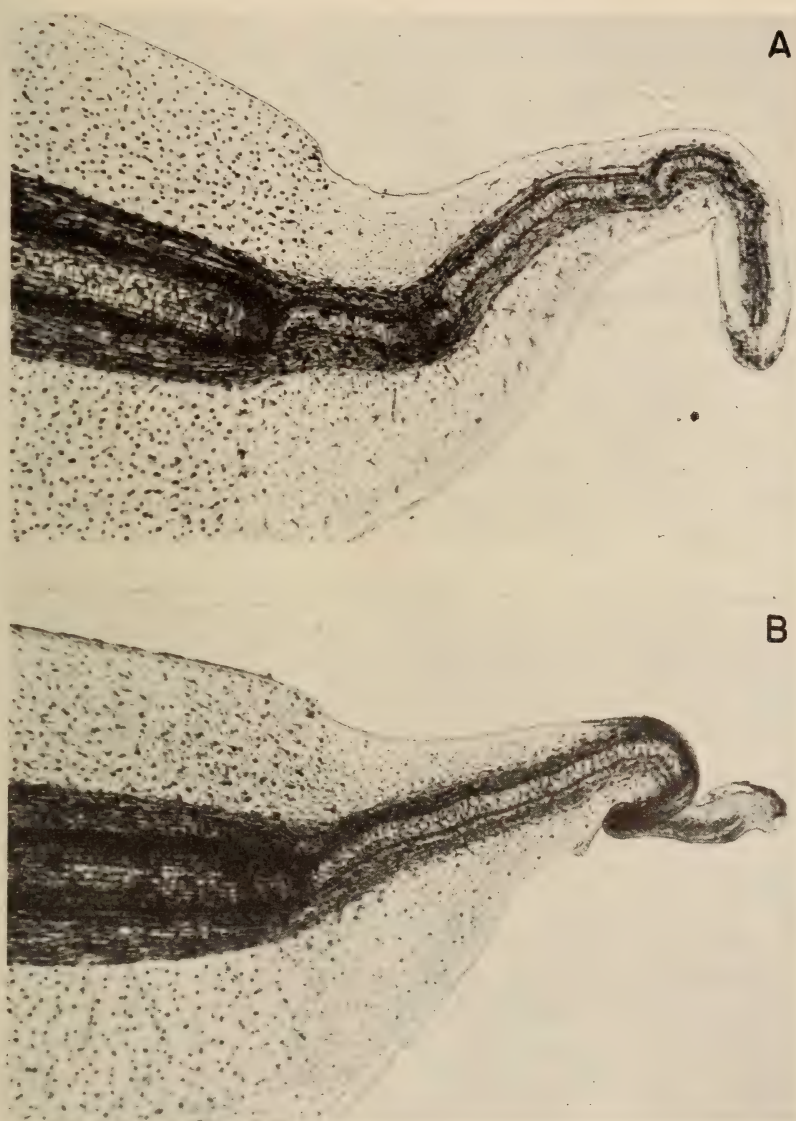


ABB. 4.

Gleichartige Anormogenese des Regenerats nach Rückenmarkdurchtrennung (A) und Füllung der Gehirnv ventrikel mit Agar (B). 15 Tage nach Amputation.

nigen nach Rückenmarkdurchtrennung auf. Die Identität des Effekts nach Ventrikelverstopfung einerseits und Rückenmarkdurchtrennung andererseits konnten wir in einem weiteren Versuch nachweisen. Bei 8 Tieren verstopften wir die Ventrikel mit Agar, bei weitem 8 durchtrennten wir das Rückenmark in der Schwanzbasis. Als Kontrollen führten wir einfach amputierte Tiere mit.

(Abb. 3) Wie zu erwarten war, konnte in beiden Versuchsgruppen die gleiche Minderleistung beobachtet werden. Auch die morphologische Identität der Ergebnisse aus den beiden Gruppen wurde klar ersichtlich (Abb. 4).

Diese Ergebnisse machen es wahrscheinlich, dass der *Transport des postulierten trophischen Faktors* über den Liquor geschieht. Darüber hinaus stellen sie ein starkes Argument für die Annahme dar, dass der Einfluss stofflicher Natur ist. Wir denken dabei an ein Agens, das in den mittleren Hirnbereichen produziert und in den Zentralkanal abgegeben wird. Untersuchungen zur Überprüfung dieser Annahme sind im Gange.

RÉSUMÉ

La section du système nerveux axial en arrière du mésencéphale trouble la régénération de la queue: la croissance est plus faible et la morphogenèse est anormale. On obtient le même effet en remplissant les ventricules cérébraux d'agar à 1%, ce qui empêche l'écoulement du liquide cérébro-spinal. On en déduit qu'une substance stimulant la régénération serait produite dans le cerveau moyen et transmise au lieu de régénération par le liquide cérébro-spinal.

SUMMARY

Transsection of the central nervous axis in *Xenopus* larvae behind the midbrain and more distal in the neural tube causes an anormogenetic tail-regeneration with reduced growth and disturbed morphogenesis. The same effect is obtained by filling the brain ventricles with 1% Agar, which prevents the flow of cerebrospinal fluid from the brain to the amputation site. Therefore it is postulated the existence of a regeneration-stimulating trophic substance produced in the midbrain region and transmitted to the regenerate by the liquor cerebrospinalis.

LITERATUR

- ARON, M. *Rôle du système nerveux central dans la croissance embryonnaire (recherches chez les batraciens)*. Arch. Biol. (Paris) 39: 607-675 (1929).
- HADORN, E. *Über einen Einfluss des embryonalen und frühlarvalen Gehirns auf die Gestalt der Rumpf-Schwanzregion bei Triton*. Rev. suisse Zool. 54 (1947).
- HAUSER, R. and F. E. LEHMANN. *Regeneration in isolated tails of Xenopus*. Experientia (Basel) 18, 83 (1962).
- *Autonome Regenerationsleistungen des larvalen Schwanzes von Xenopus laevis und ihre Abhängigkeit vom Zentralnervensystem*. Arch. Entwickl.-Mech. Org. 156, 404-448 (1965).
- UEHLINGER, V. et J. REYNAUD. *Une anomalie héréditaire «kt» (kinky tailtip) chez Xenopus laevis D.* Rev. suisse Zool. 72, 680-685 (1965).

Nº 32. **R. Scheurer und M. Lüscher**, Bern. — Die phasenspezifische Eireifungskompetenz der Ovarien von *Leucophaea maderae*. (Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle.)

Aus der Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

Die Weibchen der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* zeigen einen sich stets wiederholenden Sexualzyklus (ENGELMANN 1957 a). Nach der Adulthäutung beginnt eine Eireifungsphase die dadurch charakterisiert ist, dass Dottermaterial in die terminalen Oocyten der Ovariolen eingelagert wird. Dabei wachsen die Oocyten sehr rasch von ca. 1, 2 auf 5 mm Länge. Mit der Ovulation, durchschnittlich 28 Tage nach der Metamorphose, ist die erste Eireifungsperiode beendet. Während der darauffolgenden Trächtigkeitsphase werden keine Dotterstoffe in die nachfolgenden Oocyten eingelagert. Nach der Geburt der Jungen setzt eine neue Eireifung ein, welche nur 21 Tage dauert.

Experimentell ist nachgewiesen worden, dass die Eireifung durch ein von den Corpora allata abgegebenes Hormon ausgelöst wird (LÜSCHER und ENGELMANN 1955). In den Reifungsperioden sind die Corpora allata aktiv. Während der Trächtigkeitsphase bewirkt ein stofflicher Faktor, der vom Eipaket abgegeben wird, dass die Corpora allata auf nervösem Wege durch das Gehirn gehemmt werden. Experimentell können die Corpora allata durch Entfernen des Kokons aus dem Uterus aktiviert werden, womit eine neue Eireifungsphase eingeleitet wird (ENGELMANN 1957 a). SÄGESSER (1960) hat bei *Leucophaea* gezeigt, dass die Eireifungsperiode nach Entfernung des Kokons während der frühen Trächtigkeitsphase länger ist, als nach dessen Entfernung zu einem späteren Zeitpunkt der Trächtigkeit.

Untersuchungen über die Konzentration der Hämolympheproteine ergaben, dass der Proteinspiegel zu Beginn der Eireifungsphase ansteigt, mit zunehmendem Wachstum der Oocyten abnimmt und bei der Ovulation minimal ist (unveröffentlicht). Die Proteinkonzentration der Hämolymphe ist demnach ein Milieufaktor, der mit der Eireifung im Zusammenhang steht.

Man kann sich nun fragen, ob die verlängerten Zeiten, welche Tiere aus der frühen Trächtigkeitsphase nach Entfernung des Kokons zur Eireifung benötigen, durch einen Mangel an Milieufaktoren bedingt sind, oder ob die Ovarien zu diesem Zeitpunkt zur Eireifung nicht kompetent sind. Zur Abklärung dieser Frage haben wir verschiedene Ovartransplantationen durchgeführt.

In einer ersten Versuchsserie wurden Ovarien von trächtigen Weibchen verschiedenen Alters in Wirtstiere der Eireifungsphase transplantiert. Die zu transplantierenden Ovarien wurden jeweils in eine Konstriktionspipette aufgenommen und den narkotisierten Wirtstieren zwischen dem 6. und 7. Tergiten injiziert. Als Wirtstiere wurden ausschliesslich Weibchen 5-7 Tage nach Ablage der Jungen verwendet, d.h. Tiere, deren Corpora allata aktiv sind und deren Oocyten normalerweise reifen. Nach 10 Tagen wurden die Versuchstiere seziiert und die Längen der Oocyten in den transplantierten Ovarien und in denjenigen der Wirtstiere gemessen. Für die Auswertung der Ergebnisse wurden nur diejenigen Implantate berücksichtigt, die in Wirtstieren waren, deren Ovarien sich normal entwickelt hatten. Die Ergebnisse sind in Abb. 1 dargestellt.

Aus der graphischen Darstellung geht hervor, dass das Wachstum der Oocyten in den transplantierten Ovarien aus Weibchen im Alter von 0-11 Tagen nach der Ovulation im Durch-

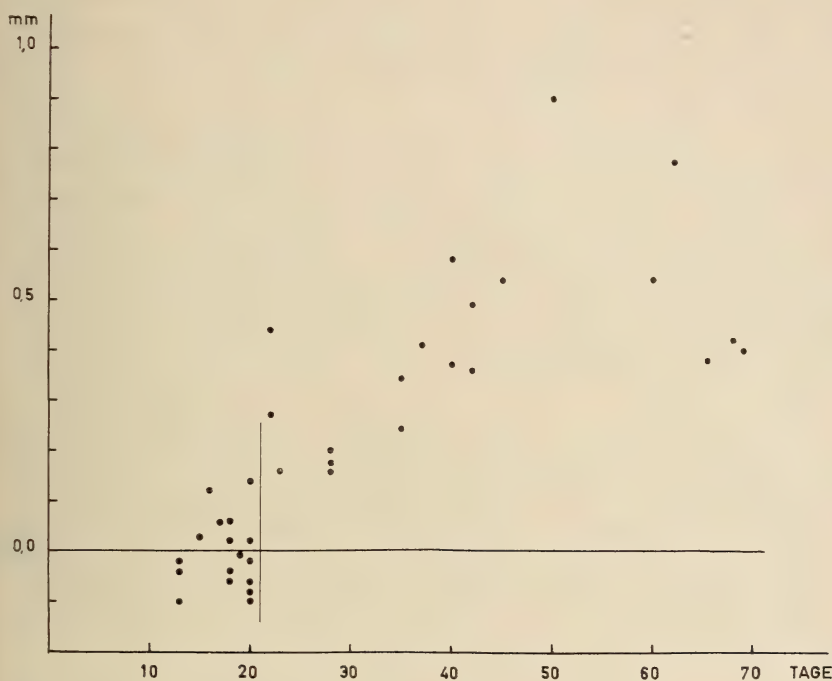


ABB. 1.

Ergebnisse der Transplantation von Ovarien trächtiger Weibchen in Eireifungsweibchen. Ordinate: Differenz zwischen der Längenzunahme der Oocyten in den implantierten Ovarien und der Längenzunahme der Oocyten in den Kontrolltieren der entsprechenden Trächtigkeitsphase. Abszisse: Alter der Ovarien bei Versuchsende (Tage nach Ovulation). Nur rechts der senkrechten Linie wurde Dottereinlagerung beobachtet.

schnitt demjenigen der Oocyten in nicht transplantierten Ovarien gleichen Alters entspricht. Bei der Untersuchung der 16 im Alter von bis zu 11 Tagen nach der Ovulation transplantierten Ovarien konnte in keinem Fall eine Dottereinlagerung in die terminalen Oocyten beobachtet werden. Dagegen wurde in 18 von 20 transplantierten Ovarien aus Spendertieren, die später als 12 Tage nach der Ovulation verwendet wurden, Dottermaterial in den Oocyten festgestellt.

In einer weiteren Versuchsserie wurden Ovarien aus Tieren der Eireifungsphase, 5-7 Tage nach Metamorphose, in trüchtige Wirtstiere transplantiert. Nach einer Versuchsdauer von 10-19 Tagen konnte in keinem der transplantierten Ovarien ein Wachstum der Oocyten festgestellt werden. Die Längen der Oocyten in den Wirtsovarien entsprechen alle den Werten nicht operierter, normaler Tiere. (Vergl. Tabelle 1.)

In 9 Fällen wurden gleichzeitig mit den Ovarien je ein Paar aktive Corpora allata in Tiere aus der frühen Trächtigkeitsphase transplantiert. In allen Fällen zeigte sich bei Versuchsende nach 9-12 Tagen eine signifikante Längenzunahme von $0,68 \pm 0,17$ mm und eine erfolgte Dottereinlagerung in den terminalen Oocyten der transplantierten Ovarien. Die Längen der Oocyten in den Ovarien der Wirtstiere entsprachen im Durchschnitt den Normalwerten für Tiere aus der frühen Trächtigkeitsphase (Tabelle 1).

TABELLE 1.

	Eilängen in den impl. Ovarien (mm)	Versuchs- dauer (Tage)	Eilängen nach Versuchsende		Wachstum der implant. Oocyten (mm)
			Implantat	Wirt	
11 Kontrolltiere ohne C. allata	$1,12 \pm 0,001$	10—19	$1,12 \pm 0,001$	$0,78 \pm 0,02$	—
Versuchstiere mit implant. C. allata	1,00	9	1,26	0,74	0,26
	1,06	10	1,80	0,82	0,74
	1,08	10	2,20	0,82	1,12
	1,02	10	1,32	0,78	0,30
	1,08	10	1,73	0,80	0,65
	1,04	10	1,45	0,80	0,41
	1,02	10	1,65	0,50	0,64
	1,04	10	2,80	0,84	1,76
	1,04	12	1,28	0,76	0,24
Durchschnitte	$1,04 \pm 0,002$	9—12	$1,72 \pm 0,176$	$0,76 \pm 0,03$	$0,68 \pm 0,174$

Aus diesen Ergebnissen geht hervor, dass die Ovarien von *Leucophaea maderae* nicht in jedem Alter zur Eireifung kompetent sind. Ovarien aus Tieren der frühen Trächtigkeit reifen nicht, auch wenn diese in Weibchen transplantiert werden, in deren Milieu die Oocyten in den eigenen Ovarien reifen. Die Ovarien der Wirtstiere

der frühen Trächtigkeitsphase zeigen innerhalb von mindestens 17 Tagen keine Entwicklungstendenzen trotz der implantierten, aktiven Corpora allata. Die Tatsache, dass sich reifungsfähige Ovarien, bei Anwesenheit aktiver Corpora allata, in Weibchen aus der frühen Trächtigkeitsphase weiterentwickeln, zeigt, dass das innere Milieu der Weibchen von *Leucophaea maderae* während des ganzen Sexualzyklus die zur Eireifung notwendigen Faktoren enthält, mit Ausnahme des Hormons der Corpora allata.

Unter Berücksichtigung der Tatsache, dass in Eireifungsmilieu implantierte Ovarien erst dann ein volles Wachstum zeigen, wenn sie nach dem 20. Tag nach Ovulation transplantiert werden (Abb. 1), darf geschlossen werden, dass die Phase der Inkompetenz bis zum 20. Tag nach der Ovulation dauert. Dafür spricht auch, dass nie vor dem 18. Tag nach der Ovulation eine Dottereinlagerung festgestellt werden konnte.

Es ist nun möglich, einige frühere Befunde zu interpretieren: SÄGESSER (1960) hat nachgewiesen, dass zwischen dem Alter des Kokons bei dessen Entfernung aus trächtigen Tieren und der Zeit, die bis zur nächsten Ovulation benötigt wird, ein Zusammenhang besteht. In Abb. 2 ist die Darstellung von SÄGESSER verändert wiedergegeben. Aus der Darstellung geht hervor, dass die Zeitdauer, die nach Entfernung des Eipakets zur neuen Ovulation

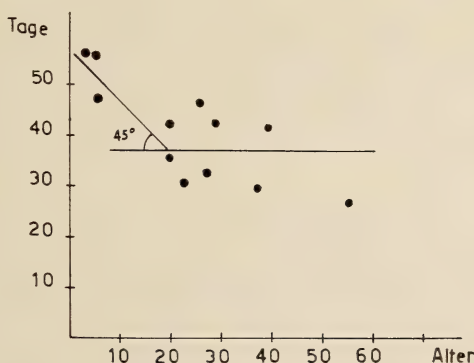


ABB. 2.

Beziehungen zwischen der Zeit der Kokonentnahme und der Dauer der nächsten Eireifungsperiode (nach SÄGESSER, verändert). Ordinate: Zeitintervall von der Entfernung des Eipakets bis zur Ovulation. Abszisse: Alter der Versuchstiere bei der Entnahme des Kokons (Tage nach Ovulation).

benötigt wird, für die Weibchen der frühen Trächtigkeitsphase bedeutend länger ist, als für Weibchen in einem späten Zeitpunkt der Trächtigkeit. Es ist nun anzunehmen, dass die lange Zeitdauer, welche Tiere aus der frühen Trächtigkeit nach Entnahme des Kokons zur Ovulation benötigen, mit der nachgewiesenen Inkompetenz der Ovarien zur Eireifung während der ersten 20 Tage nach Ovulation in Zusammenhang steht.

WANDELER und KRETZ (unveröffentlicht) haben festgestellt, dass nach Injektion des Corpora allata-Hormon-Analogons Farnesylmethyläther in trächtige Weibchen kurz nach der Ovulation eine Eireifung erst nach 9 Tagen einsetzt, wogegen die Oocyten in den Ovarien der Weibchen aus der späten Trächtigkeitsphase bereits 3 Tage nach Injektion zu wachsen beginnen. Diese Befunde stimmen mit dem Ergebnis unserer Transplantationsexperimente überein. Sie beruhen auf der Inkompetenz der Ovarien zur Eireifung in Weibchen aus der frühen Trächtigkeitsphase und nicht auf einem Proteinmangel in der Hämolymphe, wie wir früher angenommen hatten.

SUMMARY

The ovaries of pregnant females of *Leucophaea* do not respond to implanted active corpora allata with oocyte development during the first 20 days after ovulation. Although the hemolymph protein level is very low during this period it could be shown by transplantation experiments that the nutritional factors of the hemolymph are at all times sufficient for oocyte development. The ovaries are incompetent for oocyte development and yolk incorporation during the first 20 days of the pregnancy period.

LITERATURVERZEICHNIS

- ENGELMANN, F. 1957. *Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe Leucophaea maderae* (Fabr.) J. Insect Physiol. 1: 257-278.
- LÜSCHER, M. und F. ENGELMANN. 1955. *Über die Steuerung der Corpora allata bei der ovoviviparen Schabe Leucophaea maderae*. Rev. suisse Zool. 62: 649-657.
- SÄGESSER, H. 1960. *Über die Wirkung der Corpora allata auf den Sauerstoffverbrauch bei der Schabe Leucophaea maderae*. J. Insect Physiol. 5: 264-285.
-

N^o 33. **M. Wyss-Huber und M. Lüscher**, Bern. — Über die hormonale Beeinflussbarkeit der Proteinsynthese in vitro im Fettkörper von *Leucophaea maderae* (Insecta).¹ (Mit einer Textabbildung.)

Aus der Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

Nachdem gezeigt werden konnte, dass ein Hormon der Corpora cardiaca von *Leucophaea* den Sauerstoffverbrauch von Fettkörper in vitro stark erhöht (LÜSCHER und LEUTHOLD 1965) und dass diese Stimulierung während der Eireifungsphase besonders stark ist (LÜSCHER 1965), stellte sich die Frage, ob sie durch die Synthese der für die Dottereinlagerung notwendigen Proteine bedingt ist. Wir haben deshalb den Einbau einer radioaktiv markierten Aminosäure (Alanin-1-C¹⁴) in die Proteine des Fettkörpers in vitro unter dem Einfluss von Corpora cardiaca untersucht.

Die verwendeten Weibchen von *Leucophaea* stammten aus einer Zucht des Zoologischen Instituts Bern und befanden sich in der 2. Eireifungs- oder Trächtigkeitsphase. Das Stadium der Versuchstiere im Sexualzyklus ergab sich aus der Länge der Oocyten im Ovar bzw. aus den Antennenlängen der Embryonen im Uterus.

Die Fettkörper mehrerer Weibchen wurden in eiskalter Ringerlösung herauspräpariert und gleichmässig auf die Warburggefässe (Inhalt 5 ml) verteilt, so dass jedes 100—150 mg Gewebe enthielt. Ein Gefäss diente als Kontrolle, den andern wurden 1—2 Corpora cardiaca zugegeben. Die Inkubationslösung setzte sich zusammen aus 1 ml Ringerlösung (9,5 g NaCl, 0,2 g KCl, 0,4 g CaCl₂·6H₂O, Aq. dest. ad 1000 ml), gepuffert mit Tris (0,005 M, pH 7,5) und 2 µc DL-Alanin-1-C¹⁴ (Radiochemical Centre, Amersham, England; spezifische Aktivität 21,7 mc/mMol) in 20 µl Ringerlösung. Vor der Inkubation wurden die Gefässe mit reinem Sauerstoff durchspült. Wir bestimmten den Sauerstoffverbrauch nach der direkten Methode von Warburg. Die Manometer wurden während 4 Stunden alle 30 Minuten abgelesen.

Nach der Inkubation wurden die Gefässe in Eis gekühlt, der Fettkörper in eiskaltem Ringer abgespült und das Frischgewicht des Gewebes bestimmt. Anschliessend wurde der Fettkörper in 0,5 ml eiskalter 10%

¹ Durchgeführt mit Hilfe eines Forschungskredits des Schweiz. Nationalfonds.

Trichloressigsäure (TCA), die 0,1 M DL-Alanin-C¹² enthielt, homogenisiert. Nach 1 Stunde wurde zentrifugiert, der Niederschlag mit 0,5 ml 10% TCA-C¹² Alanin und 5 mal mit je 0,5 ml 5% TCA gewaschen. Die Lipide wurden 2mal mit je 0,5 ml Äther-Alkohol (1:1) bei 50° C während 10 Minuten extrahiert, der Niederschlag mit Äther gewaschen. 3malige Extraktion des Niederschlages mit 0,5 ml 5% TCA bei 90° C während je 15 Minuten entfernte RNS. Nochmalige Inkubation in Äther-Alkohol (3mal je 10 Minuten, 50° C) und 2maliges Waschen mit Äther eliminierten letzte Lipidreste sowie Wasser und TCA. Pro Proteinprobe wurden in je 2 Standard-Szintillatorgefässe 5—10 mg des bei 50° C während 5 Stunden getrockneten Proteines eingewogen und in 1 ml Hyamine 10-X (Packard) durch Erwärmen auf 52° C während 12 Stunden gelöst. Nach Zugabe von 8 ml Szintillatorflüssigkeit (3 g PPO (Packard), 100 mg Dimethyl POPOP (Packard) in 1000 ml Toluol) wurden die Aktivitäten der Proteinproben in einem Tricarb Flüssigkeits-Szintillationsspektrometer 314 EX von Packard gemessen. Der Löscheffekt konnte durch Zugabe eines internen Standards (0,2 ml C¹⁴-Toluol, $4,2 \times 10^4$ cpm/ml) korrigiert werden.

Es wurden 2 Gruppen von Versuchen durchgeführt: einerseits inkubierten wir Fettkörper von Weibchen in der Eireifungsphase (*FK 5*), die 4-11 Tage vorher abgelegt hatten, zusammen mit eigenen Corpora cardiaca. Andererseits untersuchten wir den Einfluss von Corpora cardiaca aus Weibchen im Alter von 5 Tagen nach der Ablage auf den Fettkörper trächtiger Tiere im Alter von 40 Tagen nach der letzten Ablage (*FK 40*). Es war anzunehmen, dass die Corpora cardiaca in beiden Versuchsgruppen gleich aktiv waren.

Für die statistische Auswertung der Resultate wurden Sauerstoffverbrauch und Proteinsynthese der Kontrollen gleich 100% gesetzt.

Ein erster Unterschied zwischen *FK 5* und *FK 40* zeigt sich im Sauerstoffverbrauch der Kontrollen: 621 ± 34 μ l/g/h für genau 5 tägigen Fettkörper und 326 ± 12 μ l/g/h für *FK 40*; die Differenz ist mit $P < 0,000\ 001$ gesichert. In beiden Fällen steigt der Sauerstoffverbrauch unter Einfluss der Corpora cardiaca um annähernd denselben Prozentsatz: bei *FK 5* durchschnittlich um 33,7%, bei *FK 40* um 39,5%. Für beide Gruppen ist diese Stimulierung des Sauerstoffverbrauches mit $P < 0,001$ gesichert. Ein Unterschied zwischen den Gruppen liess sich statistisch nicht nachweisen. Die Proteinsynthese erfolgt bei den Kontrollen von *FK 5* rascher als bei denjenigen von *FK 40*.

Im Gegensatz zur Beeinflussung des O_2 -Verbrauches bei *FK 5* und *FK 40* ist die Wirkung der Corpora cardiaca auf die Proteinsynthese trotz grosser Streuung der Resultate deutlich verschieden: im Vergleich zur Kontrolle finden wir bei *FK 5* im Mittel 122%, bei *FK 40* 84,9% ($P < 0,005$) markierte Proteine bei Versuchsende.

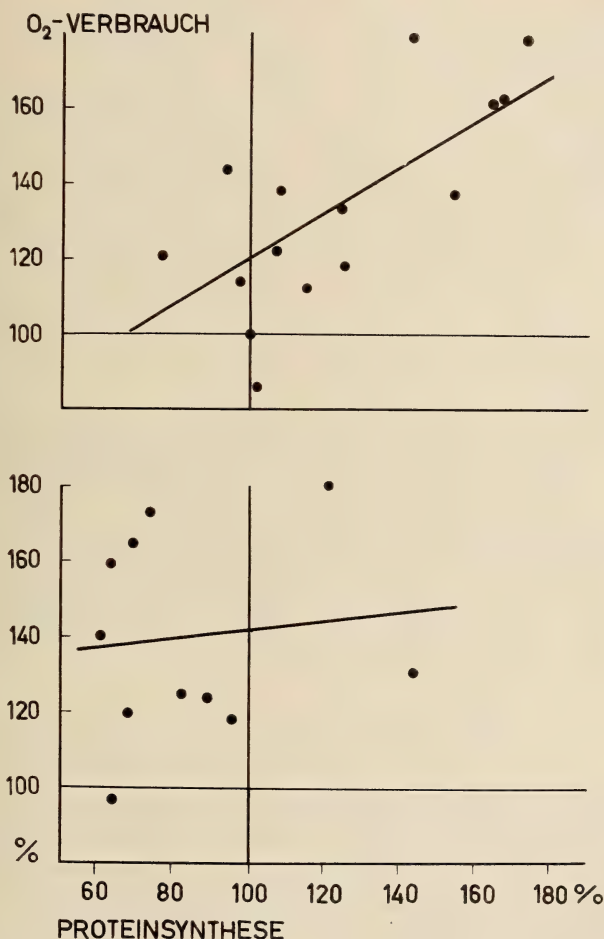


ABB. 1.

Die Beziehung zwischen dem Sauerstoffverbrauch und der Proteinsynthese unter dem Einfluss von Corpora cardiaca, bezogen auf die Kontrollen (100%). Oben Fettkörper während der Eireifung, 4—11 Tage nach Ablage (*FK 5*). Unten Fettkörper während der Trächtigkeit, 40 Tage nach Ablage (*FK 40*). Ordinate: O_2 -Verbrauch; Abszisse: Proteinsynthese.

Eine Stimulierung der Proteinsynthese lässt sich für *FK 5* mit $P < 0,02$ sichern; der Wert von 84,9% für *FK 40* entspricht dagegen nicht einer statistisch nachweisbaren Hemmung ($P < 0,1$).

Wie die Abbildung zeigt, besteht für *FK 5* eine gesicherte Korrelation ($P < 0,01$) zwischen der Zunahme des O_2 -Verbrauches bei Gegenwart von Corpora cardiaca und der gleichzeitigen Stimulierung der Proteinsynthese. Für *FK 40* besteht keine derartige Korrelation ($P = 0,8$).

Unsere Ergebnisse zeigen, dass ein Hormon der Corpora cardiaca, bei dem es sich wahrscheinlich um ein gespeichertes Neurosekret handelt, die Proteinsynthese im Fettkörper von Tieren in der Eireifungsphase stimuliert. Wir können damit die kürzlich publizierten Feststellungen von HILL (1965) bestätigen. HILL konnte bei *Schistocerca*-Weibchen in vivo nachweisen, dass die Proteinsynthese im Fettkörper unter neuroendokriner Kontrolle steht und dass sie nach Kauterisierung der neurosekretorischen Zellen gehemmt, nach Implantation von Corpora cardiaca aber stimuliert wird.

Aus unsern Resultaten ergibt sich ferner eine phasenspezifische Reaktion des Fettkörpers. Nur der Fettkörper des Eireifungsweibchens reagiert auf das Hormon mit erhöhter Proteinsynthese und erhöhter Atmung. Im Fettkörper trächtiger Weibchen scheint das gleiche Hormon die Proteinsynthese eher zu hemmen, obschon gleichzeitig der O_2 -Verbrauch erhöht wird. Die Stimulierung des Sauerstoffverbrauchs steht also nicht zu jeder Zeit mit der Proteinsynthese in Zusammenhang.

SUMMARY

Adult female *Leucophaea* fat body was incubated in the Warburg apparatus in the presence of C^{14} -alanine with and without corpora cardiaca. Corpora cardiaca taken from animals in the stage of oocyte maturation stimulated oxygen consumption and synthesis of proteins in fat body of insects taken during the same phase of the sexual cycle. Incubation of fat body of pregnant females with corpora cardiaca of oocyte maturation-animals resulted in increased oxygen consumption, but had no effect on protein synthesis. The fat body responds phase-specifically to the hormone of the corpora cardiaca, which is probably stored neurosecretory material.

Wir danken Herrn Prof. Dr. H. Aebi und Herrn Dr. M. H. Bickel vom medizinisch-chemischen Institut der Universität Bern für die Ausführung der Radioaktivitäts-Messungen. Fräulein Lotte Frauchiger sind wir für ihre wertvolle Mitarbeit bei der Durchführung der Versuche dankbar.

LITERATUR

- HILL, L. 1965. *The incorporation of C^{14} -glycine into the proteins of the fat-body of the desert locust during ovarian development.* J. Insect Physiol. 11: 1605-1615.
- LÜSCHER, M. und R. LEUTHOLD. 1965. *Über die hormonale Beeinflussung des respiratorischen Stoffwechsels bei der Schabe *Leucophaea maderae* (F).* Rev. suisse Zool. 12: 618-623.
- 1965. *The influence of hormones on tissue respiration in the insect, *Leucophaea maderae*.* Gen. and Comp. Endocrinol. 5: 699-700.
-

N° 34. **François Béguin.** — Un intestin externe: la cuticule des cestodes et les structures qui lui sont associées ¹. (Avec 2 figures dans le texte)

Institut d'Histologie et d'Embryologie, Ecole de Médecine, Genève,
(Dir.: Prof. Dr. Ch. Rouiller).

Institut de Zoologie, Université de Neuchâtel
(Dir.: Prof. Dr. Jean G. Baer).

Les Cestodes sont dépourvus de tube digestif. Toutes les substances nécessaires à leur nutrition traversent donc leur cuticule.

Quelle est la structure de cette cuticule ? Les anciens auteurs la considéraient comme acellulaire. Dès l'introduction des coupes ultrafines, permettant l'application de la microscopie électronique aux domaines de la cytologie et de l'histologie, certains plathelminthologistes (KENT, 1957, THREADGOLD, 1962, 1965, ROTHMAN, 1963) l'ont étudiée au moyen de cette technique, et ont découvert qu'il s'agissait, en réalité, d'une structure cellulaire contenant des mitochondries notamment. A partir de résultats obtenus chez

¹ Travail ayant bénéficié de subsides du Fonds National Suisse pour la Recherche scientifique.

différentes espèces, dont *Caryophyllaeus laticeps*, BÉGUIN (1966) a proposé un modèle de la cuticule et des structures qui lui sont associées, et suggéré une analogie entre ce système et un véritable épithélium intestinal.

D'une épaisseur d'environ $3\ \mu$ pour les espèces étudiées, la cuticule présente une matrice granulo-fibrillaire dans laquelle sont répartis divers organites, dont des mitochondries. Sa surface forme un système de microvillosités (Fig. 1: vi), qui sont des évaginations

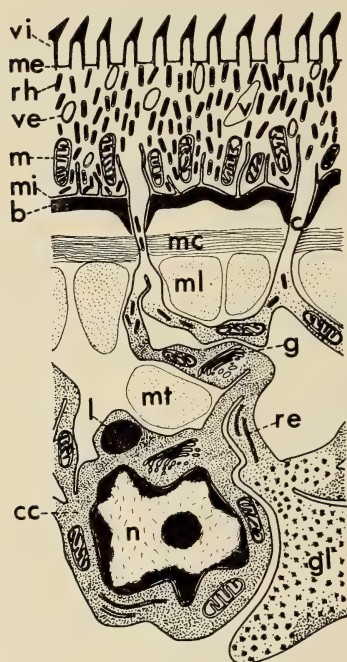


FIG. 1.

Schéma de la cuticule et des structures associées de *C. laticeps*. Microvillosités (vi), membrane plasmique externe (me), organite rhabdomorphe (rh), vésicule (ve), vacuole (v), mitochondrie (m), membrane plasmique interne (mi), basale (b) canal de connexion (c), musculature circulaire (mc), musculature longitudinale (ml), musculature transversale (mt), zone de Golgi (g), réticulum endoplasmique (re), inclusion lipidique (l), corps cellulaire de la cellule sous-cuticulaire (cc), noyau (n), zone à glycogène (gl). (tiré de Z. Zellforsch., 72, 30 (1966), avec autorisation).

en doigt de gant de la membrane plasmique externe (Fig. 1: me). A sa base, elle est limitée par une membrane plasmique interne (Fig. 1: mi) dont les replis forment des digitations intracuticulaires. Le tout repose sur une basale (Fig. 1: b).

La cuticule est séparée des faisceaux musculaires périphériques (Fig. 1: mc et ml) par un espace à l'intérieur duquel la coloration des coupes par l'acétate d'uranyle met en évidence des structures fibrillaires. Cet espace correspond à la « couche basale » des anciens plathelminthologistes. Il est traversé par des canaux de connexion

(Fig. 1: c) qui s'insinuent entre les faisceaux musculaires périphériques et relient la cuticule aux cellules sous-cuticulaires (Fig. 1: cc). Une remarque est importante pour l'interprétation de ce modèle: la membrane plasmique interne est en continuité avec la membrane des canaux de connexion et, par conséquent, avec la membrane des cellules sous-cuticulaires.

Le corps cellulaire des cellules sous-cuticulaires est riche en ribosomes. Ceux-ci sont, par ailleurs, libres, très rarement associés à un réticulum endoplasmique. Chez *Caryophyllaeus laticeps*, où les cellules sous-cuticulaires forment un syncytium, le corps cellulaire est situé à une distance variable de la cuticule. Chez *Anomotaenia constricta*, les cellules sous-cuticulaires sont compactes et localisées au voisinage de celle-ci.

Les microvillosités possèdent une doublure interne, dense aux électrons, qui constitue probablement une armature rigide dont l'extrémité assure le contact intime de la surface du parasite sur les tissus de l'hôte. L'armature interne de ces microvillosités est analogue au corps central des microvillosités intestinales (MILLINGTON et FINEAN, 1962). Cependant, sa morphologie est particulière, et pourrait constituer un élément adaptateur aux conditions dans lesquelles cette surface d'absorption est appelée à fonctionner.

Peut-on établir, sur la base de ces résultats, une analogie histologique précise entre le système cuticule — cellules sous-cuticulaires, et un véritable épithélium intestinal ?

Les cellules épithéliales intestinales, qui ont fait l'objet d'un grand nombre de travaux en microscopie électronique (PALAY et KARLIN, 1959, SjöSTRAND, 1963a, SHEFFIELD, 1964), sont de grandes cellules allongées. Les organites cytoplasmiques prédominent dans le périkaryon et au pôle basal, formant l'*endoplasme*. (Le pôle apical, au contraire, est dépourvu d'organites à l'exception de quelques vésicules dispersées à l'intérieur d'une matrice fibrillaire. Cette couche superficielle de la cellule correspond à l'*ectoplasme*. Elle est limitée par un système de microvillosités. La cellule repose sur une basale.

La cuticule des Cestodes rappelle l'ectoplasme des cellules intestinales. Il faut toutefois mentionner les différences suivantes:

- 1) Elle est plus développée qu'un ectoplasme ordinaire.

2) A côté de vésicules et, chez *Caryophyllaeus*, d'organites insolites (organites rhabdomorphes), elle renferme quelques mitochondries.

3) Les microvillosités de la cuticule sont doublées d'une structure particulière.

4) La cuticule est du type syncytial car elle est dépourvue de cloisons intercellulaires.

L'étude comparée de l'ectoplasme des cellules épithéliales de l'intestin et de la cuticule montre qu'il n'y a pas de différence fondamentale entre ces deux structures. Nous pouvons, à titre d'hypothèse, admettre que *la cuticule et les cellules sous-cuticulaires*

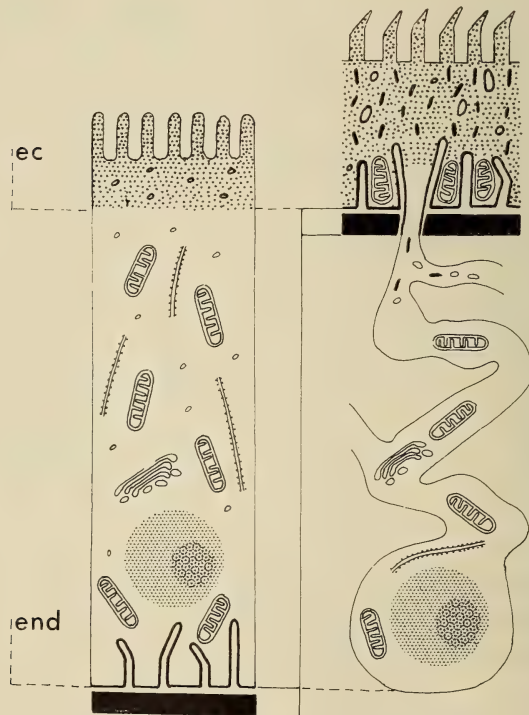


FIG. 2.

Illustration de l'analogie histologique proposée entre la cuticule et les cellules sous-cuticulaires des Cestodes (à droite) et les cellules épithéliales d'un intestin (à gauche). Ectoplasme (ec), endoplasme (en). (tiré de Z. Zellforsch., 72, 30 (1966), avec autorisation).

sont l'équivalent respectivement de l'ectoplasme et de l'endoplasme des cellules intestinales (Fig. 2). La présence de mitochondries dans la cuticule tendrait à infirmer cette hypothèse; des études embryologiques permettront peut-être d'expliquer la présence de ces organites à ce niveau.

L'augmentation de surface due aux microvillosités est très faible chez les Cestodes (le rapport de la surface réelle à une surface correspondante, dépourvue de microvillosités, est de l'ordre de 5 pour la cuticule des Cestodes, alors qu'il est d'environ 30 pour l'intestin de la souris et de plus de 100 pour celui d'*Ascaris*).

Une autre question est de savoir si les structures décrites ici permettent de constituer un support morphologique aux fonctions d'absorption, en particulier d'absorption active, dont on sait la cuticule être le siège. READ et al. (1963) ont montré que l'absorption par les Cestodes de certains substrats (sucres, acides aminés) est caractérisée par une stéréospécificité avec inhibition compétitive et présente les caractères d'un phénomène actif, lié à des processus métaboliques. D'autre part, l'existence d'une micropinocytose, localisée entre les microvillosités de la cuticule a été mise en évidence par ROTHMAN (1963), THREADGOLD (1965), et nous-mêmes. Ce phénomène permettrait l'absorption de grosses molécules. L'absorption pinocytaire n'est cependant pas spécifique et n'est limitée que par les dimensions du substrat (CLARK, 1959, FAVARD et CARASSO, 1964). Elle constitue donc un phénomène distinct de celui impliqué dans l'absorption spécifique et compétitive des petites molécules. Celles-ci traverseraient directement la membrane plasmique externe, après réaction avec des « sites d'absorption spécifiques » (READ et al., 1963). Il existerait donc deux mécanismes permettant l'absorption active de différents substrats. La micropinocytose étant toujours située entre les microvillosités, on peut se demander s'il y a exclusion de l'un de ces deux mécanismes par l'autre, ou si, en d'autres termes, il existe une ségrégation morphologique des sites de micropinocytose et d'absorption spécifique, qui seraient, par exemple, localisés respectivement entre les microvillosités et sur la surface de celles-ci. Des expériences avec des traceurs radioactifs et des marqueurs de densité permettront de répondre à cette question.

Notons pour terminer que dans les cellules intestinales, les substances absorbées migrent à travers l'endoplasme avant de

sortir des cellules en traversant la basale (Sjöstrand, 1963*b*). On peut supposer un mécanisme analogue à travers les cellules sous-cuticulaires. Cependant, dans le système étudié chez les Cestodes, l'ectoplasme repose sur la basale, et il est probable que certaines substances puissent traverser directement cette barrière, sans emprunter le « chemin endoplasmique », et passer directement dans les espaces intercellulaires du parenchyme cortical. Il existerait ainsi une possibilité de « shunt » dans le transport des substances absorbées, ce dont pourrait profiter le parasite suivant les conditions du milieu où il se trouve, et selon ses capacités d'utiliser un substrat donné.

BIBLIOGRAPHIE

- BÉGUIN, F. Z. *Zellforsch.* 72, 30, (1966).
CLARK, S. L. J. *Biophys. Biochem. Cytol.* 5, 41 (1959).
FAVARD, P. et N. CARASSO. *J. Microscopie* 3, 671 (1964).
KENT, H. N. Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de vertébrés, Univ. Neuchâtel, 293 (1957).
MILLINGTON, P. F. et J. B. FINEAN. *J. Cell Biol.* 14, 125 (1962).
PALAY, S. L. et L. J. KARLIN. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 5, 363 (1959).
READ, C. P., A. H. ROTHMAN et J. E. SIMMONS. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 113, 154 (1963).
ROTHMAN, A. H. *Trans. Am. Micr. Soc.* 82, 22 (1963).
SHEFFIELD, H. G. *J. Parasitol.* 50, 365 (1964).
SJOSTRAND, F. S. J. *Ultrastr. Res.* 8, 517 (1963*a*).
— *Biochemical problems of lipids I*, 91 (1963*b*).
THREADGOLD, L. T. *Quart. J. Micr. Sci.* 103, 135 (1962).
— *Parasitol.* 55, 467 (1965).

François BÉGUIN

N° 35. **Verena Uehlinger.** — Description chez *Xenopus laevis* D. d'une mutation dominante « Screwy » (S), létale à l'état homozygote. (Avec 3 figures dans le texte et un tableau)

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

Par l'analyse génétique exhaustive d'un groupe de *Xenopus* expérimentaux un certain nombre de mutations a été mis en évidence (UEHLINGER et REYNAUD 1965). La mutation décrite ci-dessous a été trouvée dans un individu issu d'un œuf énucléé ayant reçu le noyau d'une cellule épithéliale d'intestin d'un têtard du stade 46 (stades selon la Table NIEUWKOOP et FABER 1956). Cette transplantation effectuée par J. B. GURDON (1962) en 1961 au laboratoire de M. FISCHBERG à Oxford, donna un têtard dont on nota qu'il montrait un « twirling syndrome » en nageant comme une vrille. L'animal qui porte le n° 53, end. 46, fut soumis à l'analyse génétique selon la Méthode I de FISCHBERG (1960, 1963), par un croisement en retour avec la femelle n° 46 Cape I, la mère du donneur du noyau. Déjà à la première génération F1 certains têtards montrèrent l'anomalie de la nage; ce qui nous a incités à appeler cette anomalie « Screwy ». Parmi les descendants F2 de couples d'anormaux Screwy nous avons retrouvé les anormaux, ainsi que des têtards normaux, mais en plus il s'y trouvaient des embryons mourant très jeunes d'un syndrome caractéristique et qui semble être l'expression homozygote S/S de Screwy.

DESCRIPTION DE L'ANOMALIE « SCREWY »

Syndrome hétérozygote S/+.

Le développement des hétérozygotes est normal jusqu'aux stades 42/43 où l'intestin est en voie de différenciation. A partir de ces stades on observe une torsion progressive de la nageoire caudale autour de son axe. Par la suite cette rotation, qui se fait sans exception dans le sens contraire à une vis, s'accroît: l'extré-

mité de la queue se trouve tournée jusqu'à 180° de sa position normale (fig. 1). Par cette déformation, les têtards sont incapables de nager normalement, ils se « vissent » à travers l'aquarium. Au repos, au lieu de se tenir dans l'eau comme les têtards normaux, ils se laissent flotter à la surface. Par un probable effet de fatigue leur



FIG. 1.

Mutant hétérozygote Screwly, peu de temps avant la métamorphose, montrant l'anomalie caractéristique de la queue.

croissance est ralentie: ils atteignent la métamorphose en moyenne le 52^e jour, c.a.d. 8 jours plus tard que leurs frères normaux (44^e jour en moyenne). A ce moment ils mesurent $58,9 \pm 4,80$ mm, contre $67,6 \pm 4,37$ mm pour les normaux. Les plus faibles ne réussissent pas à métamorphoser et meurent ($114/293 = 39\%$). Toutefois, les individus qui métamorphosent deviennent normaux après la résorption de la queue. Quoique moins vigoureux que les normaux, ces hétérozygotes atteignent le stade adulte et peuvent se reproduire.

Syndrome homozygote S/S.

Le premier symptôme se manifeste dans l'embryon au moment de l'apparition du bourgeon caudal (st. 28-29/30, âge env. 36 heures): le bourgeon ne se développe que très lentement et prend une forme asymétrique. C'est 9 heures plus tard, au stade 33/34 qu'on observe un arrêt de la croissance de la tête. Le diverticule optique ne se pigmente pas et devient un amas de plissements ectodermiques. L'embryon continue à s'allonger encore un peu,

ainsi que la queue. Celle-ci se frippe à son extrémité. L'embryon se tord latéralement en prenant une forme très caractéristique « en virgule » (fig. 2). Il meurt à l'âge de 60-65 heures (les normaux sont



FIG. 2.

Mutant homozygote Screwy, vu ventralement, montrant la torsion en virgule ainsi que le bourrelet épidermique à l'endroit de l'œil.

au stade 40). L'épiderme de la tête se rompt et l'embryon se désagrège complètement en l'espace de 2-4 heures.

Observation histologique des S/S.

Le phénomène le plus frappant dans les homozygotes est l'absence du mésenchyme céphalique lâche qui se forme normalement à partir du stade 25 (15 heures). Les vésicules optiques se différencient jusqu'au début de la formation de la cupule; toutefois, la lentille ne s'individualise pas, et l'épiderme continue une croissance désordonnée jusqu'à la formation d'un gros bourrelet à l'endroit de l'œil (fig. 3). Les dérivés mésodermiques, la chorde,

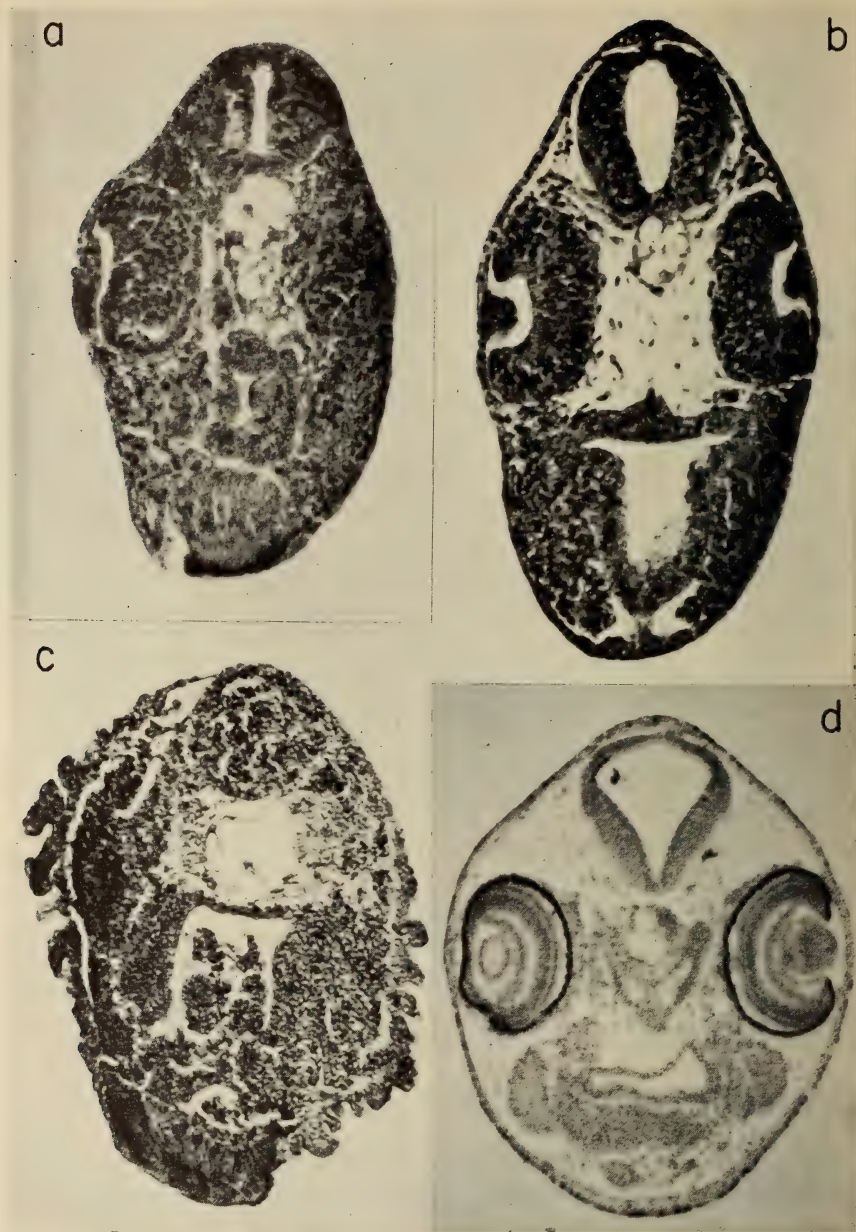


FIG. 3.

Coupes transversales de la tête au niveau des yeux.

a, mutant S/S au stade 33/34.

b, normal au stade 33/34.

c, mutant S/S montrant la dégénérescence des tissus.

d, normal du même âge que c, au stade 40.

les somites, le pronephros et le cœur sont ébauchés au stade 33 (44 heures), au moment où commence la désorganisation du tube neural: une pycnose rapide gagne les tissus nerveux à partir du cerveau et se propage le long de la moëlle. Cette dégénérescence gagne ensuite les cupules optiques et finit par envahir tous les organes céphaliques. Le développement de la chorde débute normalement, mais à partir du moment de l'apparition de l'anomalie elle continue sa croissance pour atteindre au stade 33 une surface de section double de la normale. Pendant la dégénérescence des tissus nerveux la croissance de la chorde se ralentit, mais son diamètre excède encore la norme au moment où l'embryon meurt.

MODE DE TRANSMISSION DE LA MUTATION

Les résultats des différents types de croisement effectués sont résumés dans le tableau 1.

TABLEAU 1.

Résultats des croisements dans la souche Screwy.

Type de croisement	Nombre de croisements	Stade 33-40				Stade 49-50			
		S/S	non-S/S	Total	% S/S	S/+	+/+	Total	% S/+
S/+ × +/+ P Screwy × P non-Screwy	2	—	168	168	0	61	55	116	52,6
		—	115	115	0	27	30	57	47,4
S/+ × S/+ Fl Screwy × Fl Screwy	5	—	283	283	0	88	85	173	50,9
		(40)*	(133)	(173)		44	23	67	65,7
		42	140	182	23,1	54	37	91	59,3
		44	139	183	24,0	64	37	101	63,4
		17	67	84	20,2	17	11	28	60,7
		26	85	111	23,4	26	20	46	56,5
+/+ × +/+ Fl non-S × Fl non-S	6	129	431	560	23,0	205	128	333	61,6
		—	1130	1130	0	—	587	587	0

* Valeur incertaine, 1ère manifestation S/S

Ces résultats indiquent qu'il s'agit d'un facteur mendélien dominant, avec 100% de pénétrance. L'expression est très constante, autant pour le syndrome hétérozygote que pour les mutants homozygotes létaux.

ORIGINE DE LA MUTATION

Les parents de l'embryon donneur du noyau qui fut à l'origine du mâle de transplantation hétérozygote pour Screwy, étaient d'une part la femelle n° 46 Cape I sauvage, et le mâle n° 72 Oxf. 1 nu faisant partie de notre stock uninucléolé. La femelle 46 a pu être testée à plusieurs reprises et ne porte pas la mutation. Le mâle 72 n'a pas pu être testé; toutefois, aucun animal de ce stock n'a donné de descendants Screwy. Aussi est-il peu probable qu'un têtard aussi anormal qu'un Screwy ait été sélectionné pour le stock. Il s'agit donc ici d'une mutation survenue dans le laboratoire: soit une mutation gamétique chez l'un des parents du donneur, soit une mutation somatique survenue dans le tissu intestinal au cours de sa différenciation, soit encore une mutation due à la technique de transplantation. Il n'est pas possible de trancher entre les différentes possibilités.

DISCUSSION

Le syndrome homozygote de l'anomalie Screwy représente l'expression la plus précoce que l'on connaisse jusqu'ici parmi les mutations des Batraciens. Essayant d'interpréter les observations histologiques il faudrait chercher l'action de ce facteur dans la formation du tissu nerveux ou du mésenchyme céphalique lâche. Les préparations microscopiques semblent présenter quelques couches de cellules mésenchymateuses denses. Il se pourrait alors que l'induction du mésenchyme lâche par la plaque médullaire (MANGOLD 1933) ait fait défaut. Les autres effets seraient de nature secondaire: l'induction de la lentille ne peut plus se faire par une cupule optique en dégénérescence; la croissance de la chorde ne subit plus le contrôle de l'interaction chorde-mésenchyme. Il faudrait donc déterminer si la dégénérescence du tissu nerveux est la conséquence d'une action intracellulaire directe de facteur S.

Les queues des hétérozygotes Screwy paraissent histologiquement normales. Il se pourrait alors qu'un léger déséquilibre quanti-

tatif dans les tissus de la nageoire caudale soit à l'origine de la torsion si caractéristique pour Screwy. Toutefois, une réserve s'impose à cette hypothèse: le nombre restreint de 5 croisements entre hétérozygotes ne permet pas d'exclure d'emblée la possibilité de 2 facteurs liés, l'un Screwy, l'autre produisant l'anomalie des homozygotes, ce qui se révélerait au hasard d'un accident de recombinaison. Néanmoins, l'intérêt particulier de cette souche Screwy réside dans la constance remarquable du sens de la rotation caudale: sur 293 hétérozygotes observés aucun ne se tournait dans l'autre sens que contraire à une vis. Le mécanisme héréditaire qui mène à l'expression d'une asymétrie a été interprété chez les Mollusques comme un effet maternel inhérent au cytoplasme de l'œuf. Dans notre cas le caractère Screwy se transmet par les deux sexes et doit être en relation avec l'organogenèse plus tardive.

Pour conclure nous tenons à souligner l'importance que présentent les mutants homozygotes Screwy: l'étude, par des techniques expérimentales, des embryons sans mésenchyme lâche, pourra mener à une meilleure compréhension de la différenciation de ce tissu.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le professeur M. FISCHBERG pour l'intérêt soutenu qu'il a porté à ce travail. Dr. J. B. GURDON (Oxford) nous a aimablement prêté le mâle 53 (end. 46) pour l'analyse. La collaboration technique de M^{me} K. DUCRET, ainsi que ses observations des élevages nous ont été d'une aide très précieuse. L'analyse génétique des noyaux transplantés bénéficie de l'appui du Fonds national pour la Recherche scientifique (n° 2551).

SUMMARY

A dominant mutation « Screwy » in *Xenopus laevis* D. is described: heterozygotes always swim by rotating in the anticlockwise direction. This is caused by a twisting of the tail. The homozygotes die as embryos, demonstrating a strong degeneration of nervous tissues and an absence of the loose cephalic mesenchyme. In addition they show hypertrophy of the notochord.

BIBLIOGRAPHIE

- FISCHBERG, M. 1960. *Will nuclear transplantation lead to a genetics of somatic cells?* Symp. on Germ Cells and Development. Inst. Int. d'Embryol.: 478.
- and A. W. BLACKLER. 1963. *Nuclear changes during the differentiation of animal cells.* Symp. Soc. Exp. Biol. 17: 138.
- GURDON, J. B. 1962. *The developmental capacity of nuclei taken from intestinal epithelium of feeding tadpoles.* J. Embryol. Exper. Morph. 10: 622.
- MANGOLD, O. 1933. *Über die Induktionsfähigkeit der verschiedenen Bezirke der Neurula von Urodelen.* Naturwiss. 21: 761.
- NIEUWKOOP, P. D. and U. FABER. 1956. *Normal table of Xenopus laevis D.* North-Holland Publ. Co., Amsterdam.
- UEHLINGER, V. et J. REYNAUD. 1965. *Une anomalie héréditaire „kt“ (kinky tailtip) chez Xenopus laevis D.* Rev. suisse Zool. 72: 680.

N^o 36. **H. Mislin.** — Zum Problem der Innervation und Erregungsausbreitung bei den aktiv pulsierenden Flughautvenen der Chiroptera *Pteropus vampyrus* und *Myotis myotis*. (Mit 2 Textabbildungen und 10 Tabellen.)

Institut für Physiologische Zoologie der Universität Mainz.

EINLEITUNG

In früheren Untersuchungen über die Herzeigenschaften der Flughautvenen von Fledermäusen und Flughunden haben wir durch Isolierungsexperimente eine myogene autochthone Automatie nachgewiesen. Ferner konnte gezeigt werden, dass es sich bei Venenperistaltik und aktivem Venenpuls um einen offenbar rein myogenen Förderungsmechanismus des Flughautkreislaufs handelt. Untersuchungen am „Präparat des Venensäckchens“¹ (ein an der Mikrokanüle zum Blindsack abgebundenes ausgeschnittenes und völlig isoliertes Venenstück von 2-4 mm Länge) ermittelten den intravaskulären Dehnungsreiz, als den physiologischen Reiz, zur Erhöhung der Pulsfrequenz und Verstärkung der Pulsamplitude. Neben der Binnendruckabhängigkeit der Rhythmik des

Venenherzens wurde *in vivo* und *in vitro* eine strenge und übereinstimmende Temperaturabhängigkeit gefunden. Ebenso erwies sich L-Arginin als myotroper pulsauslösender humoraler Reiz. Für die Prüfung der Erregungsleitung und Ueberleitung entwickelten wir das „Drei-Venen-Präparat“² (an drei Mikrokanülen montierter, isolierter dichotom-verzweigter Venenkomplex der Fingerwinkel, bestehend aus einem Stamm- und zwei Astgefässen). An diesem Präparat fanden wir: Teilerregbarkeit der verschiedenen Venenabschnitte, spontane Erregbarkeitsänderung, Zu- und Abnahme der Fähigkeit der Erregungsleitung, *anadrome* und *katadrome* Ueberleitungseffekte bei Stamm- und Astvenen. Die auffallend verschiedenen Bewegungsmodi die an den isolierten Flughautvenen beobachtet werden konnten (Peristaltik und Antiperistaltik, Kontraktionswellen mit verschieden weitausholender Pulsamplitude, verhältnismässig schnell einsetzende lokal beschränkte Verkürzungs- und Erschlaffungsvorgänge, aktive Gefässstreckung oder Stauchung sowie Torsionen der isolierten Venenrohre), bewiesen die hervorragende Fähigkeit der Selbstregulation der Flughautvenen.³ Zusammenfassend können wir sagen, dass das Venenherz der Chiropteraflughaut ein Rückförderungsmechanismus auf der venösen Seite des Kreislaufs darstellt, der weitgehend als myogene Organisation verstanden werden kann. Eine Reihe von Fragen sind immer noch unbeantwortet: So etwa die nähere Fassung der rezeptorischen Instanz in der Venenwand, ferner die exakte Eruierung der propulsatorischen Information und endlich auch die funktionelle Bedeutung der Innervation.

INNervationsverhältnisse

Mit der Methylenblaufärbung und Silberimprägnation haben wir um Flughautarterien und Venen eine relativ reiche Nervenversorgung nachweisen können. Der Nachweis von eigentlichen Vasomotoren ist uns aber nur bei den Arterien gelungen. Bei elektrischer Reizung des Grenzstranges sind Vasokonstriktionen der Arterien leicht zu erhalten. Besonders auffallend ist es, dass durch einen zentralen CO₂-Reiz die Arterien mit Querschnittänderungen reagieren. Die Beatmung der Fledermaus mit alveolärer Expirationsluft genügt, um einen Lumenschwund der Arterien herbeizuführen. Die Arterien zeigen auch am unbeein-

flussten Tier regelmässig spontane Querschnittsschwankungen, häufig 1-2 pro Minute. Wie gesagt konnten wir die Flughautvenen nicht über das vegetative Nervensystem beeinflussen. Zahlreiche experimentelle Befunde sprachen dafür, dass der aktive Venenpuls ausserhalb einer nervösen Kontrolle steht: 1. die Temperatur- und Druckabhängigkeit der Pulstätigkeit, 2. die Persistenz des Venenpulses während der Winterschlaflethargie, auch bei ausgesprochen kälterigiden Tieren, 3. die unveränderte Aktivität isolierter Venenstücke bis 10 Tage nach Präparation. Unsere Aussage, dass die Flughautvenen „offenbar nicht innerviert seien“ betraf lediglich die Frage der Selbstregulation des autonomen Venenpulses, nicht aber die Gefästonisierung. Dass hierbei Nerven des vegetativen Systems eine Rolle spielen können und wohl auch spielen, wird durch eine Reihe von Beobachtungen nahegelegt: 1. der Nachweis von Nerven bei sämtlichen Flughautgefässen, 2. das oft stundenlange Aussetzen des aktiven Venenpulses an intakten Tieren (diastolischer Stillstand), 3. die zuweilen schlagartige Verengung frisch isolierter Gefässe, die auf Druck- und Temperaturreize nicht mehr ansprechen (Dauerkontraktur), 4. eine geringfügige Steigerung der Venenpulsfrequenz durch die Neurohormone Adrenalin und Noradrenalin 10^{-8} sowie Acetylcholin 10^{-7} , wobei die Tonuserhöhung im Vordergrund steht. Aus allen Versuchen ergibt sich, dass der aktive Venenpuls in der Chiroptera-Flughaut als solcher zweifellos autochthon ist und nicht unter einer extraangiolenervösen Kontrolle steht. Der makroskopische Nachweis der Nerven lässt erwarten, dass bei der Ultrastrukturanalyse der Venenwand nervöse Elemente die für die Tonuseinstellung und Regulation verantwortlich aufzufinden sind; wie solche von meinem Schüler R. Schipp,⁴ vor kurzem in den von mir physiologisch untersuchten isolierten Lymphgefässen aus Mesenterien beim Meerschweinchen nachgewiesen wurden (Axone in den Muskelmanschetten der Lymphangione). Diese Klappensegmente verfügen ebenfalls über eine myogene Automatie, mit entsprechender Druck- und Temperaturabhängigkeit ihrer Autorhythmizität. Im Unterschied aber zu den Chiroptera wird bei den mesenterialen Gefässen durch Sympathikusreizung und durch Neurohormone wie wir zeigen konnten, die rythmische Tätigkeit der Lymphangione stark angeregt. Solche Vasomotoreffekte fehlen mit Sicherheit bei den von uns untersuchten Fledermäusen und Flughunden.

ERREGUNGS-AUSBREITUNG UND LEITUNGSGESCHWINDIGKEIT

Es wurden Ableitungen des Elektrovenogramms (Evg)⁵ mit den von uns früher beschriebenen Pt-Aspirationselektroden bei drei verschiedenen Venendispositiven vorgenommen: 1. Präparat des Venensäckchens, 2. Präparat von beidseitig eingebundenem Venenrohr, 3. freigelegtes Gefäß *in vivo*. Die gefundenen Uebereinstimmungen und Divergenzen sind im folgenden zusammengestellt:

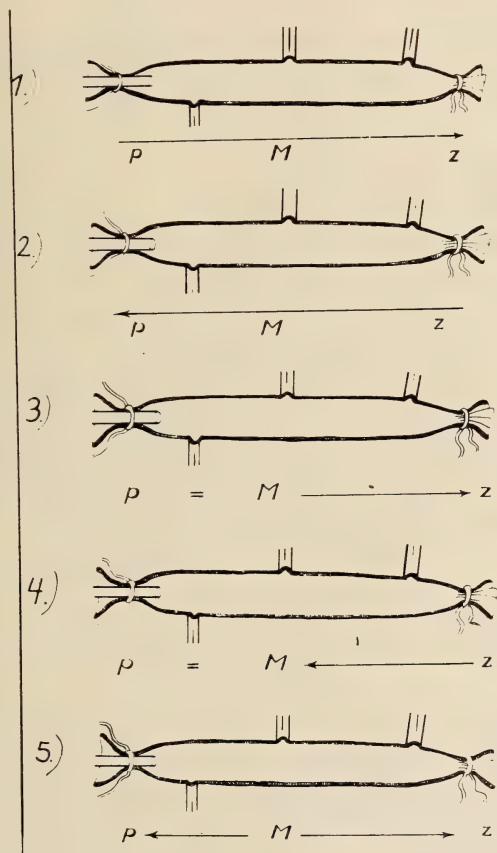


ABB. 1.

Evg-Ableitungen vom Venensäckchenpräparat bei *Pteropus vampyrus* mit drei Pt-Aspirationselektroden (Versuchsanordnung) p = peripher, z = zentral, M = Mitte des Präparates. Pfeil: Richtung der Erregungsausbreitung.

1. *Venensäckchen.*

Wird von drei Stellen des Präparates das Evg abgeleitet, so findet man wie Abb. 1 zeigt, fünf Möglichkeiten der Richtung der Erregungswelle. Bei gleichbleibendem Elektrodenabstand kann die Richtung aber auch von Kontraktionswelle zu Kontraktionswelle wechseln, oft auch während mehrerer Kontraktionen unverändert bleiben. Die Tabelle 1 ist ein Beispiel für die Variation der Erre-

TABELLE 1.

Evg-Ableitung. Venensäckchen-Pteropus vampyrus. Beispiel für Variabilität der Erregungsleitungsgeschwindigkeit (ERL) und Richtungswechsel der Erregungsausbreitung.

Distanz der Elek- troden (mm)	ERL (mm/sec)	Frequenz (t/min)	Pulsrichtung
0,00	0 0 0	16	
0,12	3,61 5,15 7,19	9 9 9	zentral — peripher peripher — zentral peripher — zentral
0,24	28,7 5,15 16,9	12 12 12	peripher — zentral peripher — zentral zentral — peripher
0,56	37,1 18,7	9 9	peripher — zentral peripher — zentral
0,84	45,7	16	peripher — zentral

gungsleitungsgeschwindigkeit und den Richtungswechsel beim Venensäckchen des Flughundes. Auch bei konstantgehaltener Temperatur von 30-32° C und unter konstanten Bedingungen wie Druck und Nährlösung ist dieser ausgesprochen variable Erregungszustand charakteristisch. Bei drei Ansaugstellen findet man häufig wie Tabelle 2 zeigt, dass zwei entfernt liegende Venenstellen gleichzeitig erregt sein können und dass die eigentliche Erregungsausbreitung auf zwei Stellen beschränkt bleibt. In unserm Falle

TABELLE 2.

Zwei entfernt liegende Ansaugstellen am Venensäckchen bei gleichzeitiger Erregung. Erregungsausbreitung nur zwischen zwei Stellen.

Distanz der Elektroden mm	ERL (mm/sec)		Pulsrichtungen		
	Zentr. Mitte	Mitte per.			
Zentr. Mitte 8 mm	100	0	Zentr.	Mitte	Per.
	100	0	»	»	»
	115,5	0	»	»	»
Mitte-per. 6 mm	107,0	0	»	»	»
	115,5	0	»	»	»
	120,0	0	»	»	»
	111,0	0	»	»	»

bedeutet das, dass die periphere Ansaugstelle und die ungefähr in der Mitte des Venensäckchens gelegene, synchronisiert sind und die Erregung von der zentralen Stelle zur Mitte läuft. Laufen Erregungswellen von der Mitte des Venensäckchens aus, so können sie sich nach beiden Seiten hin mit diverser Gerschwindigkeit fortpflanzen. Tabelle 3 registriert einen solchen Wechsel der Erregungsleitungsgeschwindigkeit (ERL). Die hier ermittelten Daten lassen erkennen, dass die Geschwindigkeiten der Erregungsausbreitung einander nicht ähnlich sind, sobald nach Veränderung des Abstandes der Ableitelektroden die Ausbreitungsrichtung erhalten bleibt.

TABELLE 3.

Beispiel für die Erregungsausbreitung nach zwei Seiten mit diverser Geschwindigkeit.

Distanz der Elektroden mm	ERL (mm/sec)		Pulsrichtungen		
	Mitte- zentr.	Mitte-per.			
Mitte-zentr. 2,0 mm	73,6	182,0	Zentr.	Mitte	Per
Mitte-per. 0,8 mm	53,4	133,0	»	»	»
	53,4	133,0	»	»	»

Interessant sind auch hierzu die Druckversuche: Variert man bei gleichgebliebenem Elektrodenabstand den Druck nur geringfügig und vergleicht man nun die ERL der in Abbildung 1 zusammengestellten 5 Erregungsausbreitungstypen untereinander, so ergibt sich, dass innerhalb eines Erregungstypus weitgehende Uebereinstimmung herrscht, ohne dass eine Druckabhängigkeit wie Tabelle 4 deutlich macht, vorhanden wäre. Setzt man das Präparat höherem Binnendruck aus, so lassen sich keine Erregungsleitungsgeschwindigkeiten mehr ermitteln, da die einzelnen Ableitstellen stark abweichende Eigenfrequenzen aufweisen, so dass keine Zuordnung mehr möglich ist (Abb 2).

TABELLE 4.

Werte der Erregungsleitungsgeschwindigkeit zwischen drei Ableitungsstellen: geringe Druckdifferenzen sind ohne Einfluss auf die Erregungsleitung.

Druck (cm)	ERL in Abhängigkeit von der Ausbreitungsrichtung			
	per.-Mitte-zentr.		zentr.-Mitte-per.	
	per.-Mitte	Mitte-zentr.	zentr.-Mitte	Mitte-per.
0	15,7	3,7	11,0	6,65
2	15,6	5,3		
3	24,1	5,9		
2			23,2	34,7
1			26,2	11,8
0			24,3	8,8
5			20,7	13,3
0			29,6	10,9

2. Venenrohr.

Dieses Präparat unterscheidet sich vom Venensäckchen grundsätzlich durch die konstante Beibehaltung der Erregungsrichtung während der ganzen Versuchsdauer. Sie kann von Gefäßrohr zu Gefäßrohr verschieden sein.

Bemerkenswerter Weise zeigen alle Venenrohrpräparate bei Vergrößerung des Elektrodenabstandes eine ansteigende Tendenz der ERL, die von der Erregungsausbreitungsrichtung unabhängig

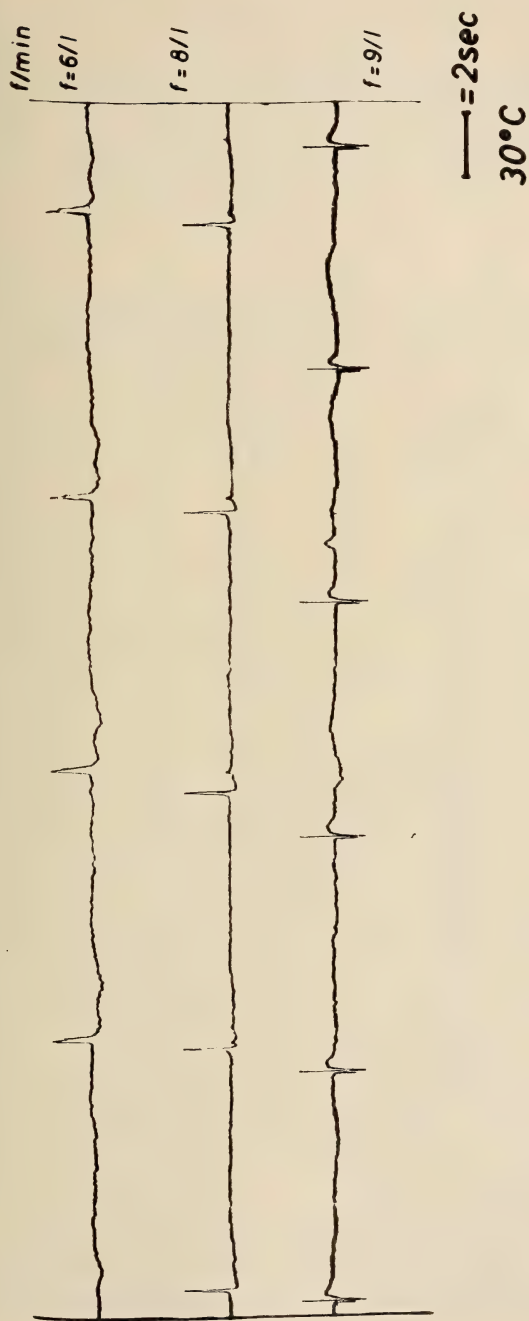


ABB. 2.

Evg-Registrierung von drei Ableitstellen beim Venensäckchen (*Pteropus vampyrus*)
 Beispiel für nicht-synchronisierte Pulsstellen. Versuchstemperatur: 30° C.
 Registrierung erfolgt wie in den früheren Arbeiten mittels Elektroencephalograph Schwarzer.

ist (Tab 5). Bei gleichbleibender Distanz zwischen zwei Ableit-elektroden (ca. 2 mm) verursachen zentral oder peripher gesetzte Druckunterschiede im Venenrohr keine signifikanten Unter-schiede in der Erregungsleitungsgeschwindigkeit. Die Werte streuen vielmehr unabhängig vom Druck. Hingegen verlangsamt der ein-seitig distal oder proximal abnehmende Druck wie die Tabelle 6 zeigt die ERL

TABELLE 5.

Überblick zeigt, dass bei Vergrößerung des Elektrodenabstandes am Venen-rohrpräparat sich eine von der Ausbreitungsrichtung der Erregung unab-hängige ansteigende Tendenz der Erregungsleitungsgeschwindigkeit auftritt.

Elektroden- distanz (mm)	peripher- zentral	Elektroden- distanz	zentral- peripher
0,26	20,3		
0,4	9,4		
0,42	14,0		
0,5	15,35	0,5	35,7
0,72	16,35		
0,74	34,6		
0,78	19,7		
0,9	30,0	0,9	51,7
1,08	28,7		
1,1	22,9		
1,28	20,85	1,28	29,1
1,3	27,1		
1,44	22,1	1,4	38,6
1,56	32,8	1,44	36,8
1,8	20,9	1,8	56,3
1,8	33,4		
2,02	22,8		
2,1	31,4		
2,2	19,0		
2,24	33,9		
2,28	33,2		
2,4	11,4	2,48	70,0
3,12	20,4		
4,0	32,25		
4,8	25,7		
7,6	31,6		

3. *In vivo* Versuche.

Im Unterschied zum Venenrohr und in übereinstimmender Weise wie beim Venensäckchen, wird bei der intakten Flughaut-vene keine konstante Richtung der Erregungsausbreitung über eine

TABELLE 6.

Beispiel für Versuch mit einseitig abnehmendem Binnendruck am Venenrohrpräparat: verlangsamte Erregungsleitungsgeschwindigkeit.

peripher	Druck (cm) zentral	ERL (mm/sec)
16	16	48,9
19	16	49,3
13	16	36,4
8	16	32,8
0	16	29,6
0	9	32,8
0	14	26,5
0	9	kein Puls
3	9	» »
9	9	33,3
7	9	33,3
0	9	31,2
0	3	kein Puls
0	5	» »
0	8	31,5
0	0	kein Puls
5	0	» »
10	0	64,0

längere Zeitdauer gefunden. Diese Verhältnisse gelten auch innerhalb von zwei Ansaugstellen. Nur bei gleichbleibender Elektroden-
distanz und Pulsrichtung ist die ERL unverändert, sie ändert aber
sofort wie Tabelle 7 veranschaulicht, bei jeder Variation des Elek-
trodenabstandes. Die Untersuchung des Einflusses der Venen-
klappen auf Frequenz, Erregungsausbreitung und ERL hat er-
geben, dass Evg-Ableitung in unmittelbarer Klappennähe eine
höhere Frequenz ergibt und dass auch Doppelspikes häufiger
werden. Liegt eine Venenklappe zwischen zwei Ansaugstellen, so
ist die Erregungsausbreitung ebenfalls in beiden Richtungen möglich
und die ERL bleibt innerhalb von zwei Ableitstellen bei gleich-
bleibender Richtung konstant. Es besteht aber kein gesetzmässiger
Zusammenhang der ERL mit Klappennähe, bzw. Klappenferne
(Tab. 8). Vergleicht man nun die ERL in den *in vivo* Versuchen
bei der physiologischen Pulsrichtung (Flughautperipherie zum
Herzen) mit der Ausbreitungsrichtung zentral-peripher, so fällt auf,
dass die Ausbreitungsgeschwindigkeit in Richtung Peripherie

TABELLE 7.

Beispiele die zeigen, dass im in vivo Versuch, nur bei gleichbleibendem Elektrodenabstand die Erregungsleitungsgeschwindigkeit unverändert bleibt.

Distanz der Elektroden m	ERL (mm/sec)	Frequenzen (f/min)	Pulsrichtungen
1,44	36,8	24	8 × zentral-peripher
1,28	20,8 29,1	24	10 × peripher-zentral 4 × zentral-peripher
0,72	16,4	24	10 × peripher-zentral
4,0	32,2	18	5 × peripher-zentral

TABELLE 8.

Bei Ableitung des Evg mit der Aspirationselektrode in unmittelbarer Klappennähe wird eine erhöhte Frequenz gefunden. Sonst aber besteht kein gesetzmässiger Zusammenhang zwischen Klappennähe resp. Klappenferne.

Distanz der Elektroden mm	ERL (mm/sec)	Frequenz (f/min)	Pulsrichtung
0,74	34,6 21,8	21	3 × peripher-zentral 6 × zentral-peripher
1,1	22,9	24	9 × peripher-zentral
1,8	33,4 56,3	18	3 × peripher-zentral 3 × zentral-peripher
2,32	22,7	24	7 × peripher-zentral
1,36	75,5	p = 22, z = 12	7 × zentral-peripher Klappe zwischen zwei Ansaugungen

schneller ist als in umgekehrter Richtung: Im Mintel finden wir die ERL zentral-peripher 42,5 mm/sec. und peripher-zentral 23,6 mm/sec. (Tab. 9). Bei den Venen *in vivo* besteht auch keinerlei

TABELLE 9.

Die Ausbreitungsgeschwindigkeit der Erregungswelle ist in Richtung zur Flughautperipherie schneller als in der umgekehrten Richtung.

Elektroden- distanz (mm)	peripher- zentral	Elektroden- distanz	zentral- peripher
0,26	20,3		
0,4	9,4		
0,42	14,0		
0,5	15,35	0,5	35,7
0,72	16,35		
0,74	34,6		
0,78	19,7		
0,9	30,0	0,9	51,7
0,08	28,7		
1,1	22,9		
1,28	20,85	1,28	29,1
1,3	27,1		
1,44	22,1	1,4	38,6
1,56	32,8	1,44	36,8
1,8	20,9	1,8	56,3
1,8	33,4		
2,02	22,8		
2,1	31,4		
2,2	19,0		
2,24	33,9		
2,28	33,2		
2,4	11,4	2,48	70,0
3,12	20,4		
4,0	32,25		
4,8	25,7		
7,6	31,6		

Relation zwischen der Elektroden- und der ERL wie dies beim Venenrohrpräparat der Fall war. Vergleichende Untersuchungen mit *Myotis myotis* ergaben, dass bei den Fledermäusen die Richtung der Erregungsausbreitung verhältnismässig konstant bleibt. Der Wechsel zwischen zwei Ansaugstellen tritt relativ seltener auf. Hier fällt nun auf, dass bei gleichbleibendem Elektrodenabstand kein spontaner Richtungswechsel auftritt. Die Beobachtungen bei *Myotis myotis* legen die Annahme nahe, dass die Kontraktionswelle die über eine Flughautvene läuft, jeweils ihre eigene Geschwindigkeit hat, welche von der nächstfolgenden um ein wenig differiert. Wir finden bei gleichbleibendem Elektrodenabstand eine Streuung die bei 10% liegt. Die Tabelle 10 zeigt, dass

die ERL nicht von der Elektrodendistanz abhängig ist. Die in der Tabelle aufgeführten ERL-Werte sind Mittelwerte aus jeweils 4-7 Einzelmessungen

TABELLE 10.

Übersicht über die Werte der Erregungsleitungsgeschwindigkeit von 7 Flughautvenen (Myotis myotis) in Abhängigkeit von der Elektrodendistanz.

Distanz der Elektroden (mm)	ERL-Werte (mm/sec)	Frequenz (t/min)	Pulsrichtung
0,24	16,4	28	per. → zentr.
0,38	17,3	30	dto
0,40	40,0	Puls periodisch	dto
0,46	11,7	per = 32, z = 40	dto
0,50	27,2	per = 35, z = 18	zentr. → per.
0,58	45,5	23	per. → zentr.
0,64	13,4	27	dto
0,74	10,7	per = 44, z = 20	dto
0,76	28,0	per = 25, z = 19	dto
0,80	16,0	Puls periodisch	dto
0,80	12,9	per = 24, z = 48	zentr. → per.
0,90	18,8	18	per. → zentr.
1,66	12,2	per = 32, z = 40	dto
2,10	17,8	27	zentr. → per.
2,18	43,0	21	per. → zentr.
3,34	28,3	23	zentr. → per.
3,90	14,4	18	per. → zentr.
4,86	19,2	Puls periodisch	dto
6,48	11,6	30	dto
8,18	26,4	14	dto

Aus den Versuchen über Erregungsausbreitung und Erregungsleitungsgeschwindigkeit (1-3) in der Venenwand — die eine auffallende Variabilität des Erregungszustandes engumschriebener Venenabschnitte erkennen lassen — müssen wir für die periphere Assoziation und Koordination des dichotom verzweigten Hilfsherzens die tonisierende Kontrolle nervöser Strukturen berücksichtigen. Elektronenoptische Untersuchungen werden hierüber weiteren Aufschluss bringen.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird der Nachweis geführt, dass die Vasomotoren der Flughautarterien deren Querschnitt regulieren, dass dieselben aber

keinen direkten Einfluss auf den aktiven Venenpuls ausüben. Eine Innervation der Venen wird für deren Tonusregulation in Anspruch genommen. Dies wird durch eine grosse Zahl physiologischer Eigenschaften der Venenherzen, die mit der Erregungsausbreitung und Erregungsleitungsgeschwindigkeit im Zusammenhang stehen, wahrscheinlich gemacht.

RÉSUMÉ

L'auteur démontre que les vasomoteurs des artères du patagium des Chéiroptères jouent un rôle dans la régulation du diamètre de ces vaisseaux, mais qu'ils n'agissent pas sur les veines pulsatiles. De nombreux caractères physiologiques de ces veines, en relation avec la distribution et la vitesse de propagation de l'excitation, semblent indiquer une régulation de leur tonus par l'innervation.

SUMMARY

It is proved that vasomotors regulate the diameter of the arteries of the Chiroptagium, but have no influence on the pulsating activity of the vein-hearts. Many physiological qualities of the actively pulsating veins, like the distribution of the excitation and the velocity of the excitation waves, point towards a regulation of the tonus of these veins by their innervation.

Meiner Mitarbeiterin Fräulein R. Krause spreche ich den besonderen Dank aus für die Durchführung der Registrierungen und der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die gewährte apparative Unterstützung.

LITERATUR

- 1) MISLIN, H. 1947. *Das Präparat des Venensäckchens*. Helv. Physiol. Acta 5: C 3-c 4.
 - 2) — und H. HELFER. 1957. *Erregungsleitung in der Wand der Flughautvenen (Chiroptera-Dreivenenpräparat)*. Rev. suisse de Zool. 64: 311-316.
 - 3) — 1959. *Zum Problem der Selbstregulation des Venenherzens (Chiroptera)*. Helv. Physiol. Acta 17: C 27—C 31.
 - 4) SCHIPP, R. 1965. *Zur Ultrastruktur der mesenterialen Lymphgefässe (Cavia porcellus)*. Exper. 21, 328.
 - 5) MISLIN, H. 1963. *Zur Funktionsanalyse des Elektrolymphangiogramms (Elg) bei Mesenterialgefässen von Meerschweinchen (Cavia porcellus)*. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 35: 543-549.
-

N° 37. **A. Meylan**, Nyon. — Données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores européens (Mamm.).
(Avec 12 figures et un tableau)

Stations fédérales d'essais agricoles, Domaine de Changins, 1260 Nyon;
Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée, Université de Lausanne.

Les chromosomes des Insectivores n'ont fait l'objet que d'un très petit nombre d'investigations; aussi, les données cytologiques sur ce groupe primitif de Mammifères euthériens sont-elles encore très fragmentaires. Plus des deux tiers des formules chromosomiques d'Insectivores établies jusqu'à ce jour se rapportent à des espèces appartenant à la faune européenne (voir MATTHEY, 1958). Ayant consacré plusieurs années à la capture des micromammifères de notre continent en vue de l'étude du polymorphisme chromosomique de *Sorex araneus* L. (MEYLAN, 1964, 1965a) ou de recherches faunistiques, j'ai piégé également d'autres Insectivores, ce qui me permet d'apporter quelques éléments nouveaux à la connaissance des chromosomes de ce groupe, un premier travail ayant été consacré déjà à *Sorex minutus* L. (MEYLAN, 1965b).

Je remercie ici toutes les personnes qui m'ont facilité la tâche au cours de mes recherches de matériel, en particulier M. L. Hoffmann, directeur de la Station biologique de la Tour du Valat et M. G. Tallon, directeur de la Réserve de Camargue, qui m'ont permis d'effectuer des piégeages dans leurs stations en vue de capturer *Crocidura suaveolens mimula*, ainsi que M. C. König, directeur de la « Vogelschutzwarte » de Ludwigsburg, qui m'a donné l'occasion de trapper mes premières *Crocidura leucodon*. Mes remerciements vont également à la Direction des Stations fédérales d'essais agricoles de Lausanne qui m'autorise à poursuivre mes recherches cytologiques dans le cadre de l'activité du Service Vertébrés. Ces travaux bénéficient de subsides des Fondations F.-A. Forel et L. Agassiz de la Société vaudoise des sciences naturelles.

Les petits mammifères destinés à cette étude ont été capturés vivants à l'aide de trappes-cages pour les Soricidés et de trappes-pinces ou de pièges spéciaux pour les Talpidés. Le nombre et l'origine

des individus examinés sont mentionnés en tête de la description cytologique de chaque espèce. Tous les sujets étudiés sont conservés sous forme de peaux et crânes ou en alcool dans ma collection personnelle.

L'analyse chromosomique est fondée sur l'examen de préparations par écrasement effectuées à partir de la rate, des gonades ou d'embryons des animaux selon la technique que j'ai décrite en 1964. Cependant, pour toutes les espèces, à l'exception de *Crocidura suaveolens mimula*, j'ai fait subir aux sujets capturés, avant de les tuer et de les fixer, un choc colchicinique de 90 min. en injectant intrapéritonéalement de la « Colcéamide Ciba » (solution 1/1000) proportionnellement au poids de l'animal selon le rapport 2 cc. pour 100g. Les formules chromosomiques sont établies uniquement sur l'examen de cinèses diploïdes. Pour les espèces dont des ♂♂ ont pu être fixés, je n'ai jamais obtenu de divisions méiotiques dans les préparations de testicules, ayant affaire soit à des individus jeunes, soit à des sujets présentant une phase de repos sexuel. Dans les « squashes » des différents sujets fixés, j'ai cherché systématiquement les métaphases, dessinant et dénombrant les éléments des figures les plus claires. Les nombres diploïdes étant établis et trouvés constants pour chaque espèce étudiée, j'ai photographié alors les trois meilleures divisions diploïdes ♂♂, ♀♀ ou d'individus de chaque sexe suivant le matériel à disposition. Les sériations sont fondées sur la mensuration des chromosomes des photographies ($\times 1800$) agrandies trois fois encore par projection. Elles ont permis l'établissement des caryotypes présentés dans lesquels les paires chromosomiques sont placées dans l'ordre décroissant de leur longueur, les centromères des éléments étant disposés sur une ligne.

***Talpa caeca caeca* Savi**

MATÉRIEL : 2 ♂♂ sub-ad. capturés à Gudo dans la Plaine de Magadino (Tessin) les 6 et 7.7.1965. Cette espèce s'étant révélée particulièrement intéressante, j'ai fixé comme matériel de comparaison 2 ♂♂ ad. de *Talpa europaea cinerea* Gmelin piégés à Duiller/Nyon (Vaud) les 20 et 21.12.1965.

OBSERVATIONS : Dans les préparations de rate des deux *Talpa c. caeca*, j'ai trouvé de nombreuses métaphases diploïdes de bonne

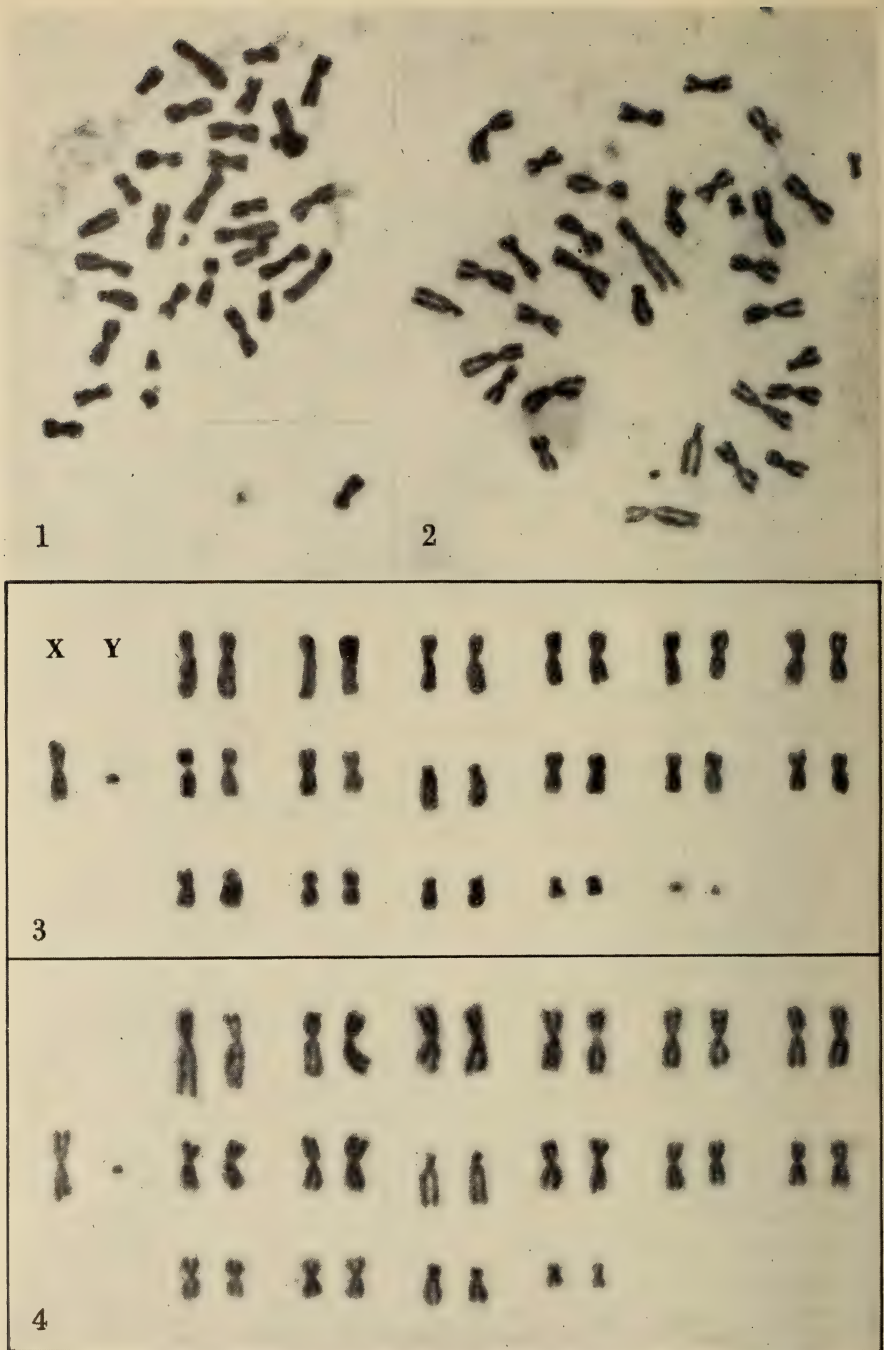


FIG. 1-4.

Divisions diploides. ♂♂. Rate.

FIG. 1. *Talpa c. caeca* Savi. $2N = 36$ ($\times 1800$). — FIG. 2. *Talpa europaea cinerea* Gmelin. $2N = 34$ ($\times 1500$). — FIG. 3 et 4. Caryogrammes correspondant aux fig. 1 et 2.

qualité ayant toutes 36 chromosomes. Une division fortement étirée se trouve reproduite par la fig. 1. Deux des éléments quelque peu éloignés ont été placés, par découpage de la photographie, dans l'angle inférieur droit de la figure. La sériation des éléments du caryotype de cette espèce n'est pas très aisée (caryogramme fig. 3). Il est cependant possible d'écarter immédiatement un couple d'éléments punctiformes, l'hétérochromosome **Y** et deux paires d'autosomes caractérisés par un centromère subterminal. Les autres chromosomes forment une série d'éléments méta- et sub-métacentriques dont les longueurs sont régulièrement décroissantes. L'hétérochromosome **X** peut en être séparé; c'est un élément de grande taille, presque métacentrique, qui se différencie des deux premiers couples autosomiques nettement submétacentriques. L'appariement des autosomes restant est moins facile, mais les dimensions et la morphologie des divers éléments permettent de former une suite de couples d'une manière satisfaisante.

Le nombre diploïde de *Talpa c. caeca* est donc de 36. L'**X** étant métacentrique et les autosomes ayant un centromère intercalaire distinct, à l'exception de ceux du couple punctiforme, le nombre fondamental (**N.F.**) est égal à 70 chez cette espèce.

Talpa c. caeca possédant un nombre diploïde supérieur de deux unités à celui établi par BOVEY (1949) pour *Talpa europaea* L., il m'a paru intéressant de comparer les garnitures chromosomiques de ces deux espèces.

Les squashes de rate des deux *Talpa europaea cinerea* fixées ont fourni d'excellentes métaphases diploïdes avec 34 chromosomes (fig. 2), confirmant ainsi les données de BOVEY. Le caryogramme établi (fig. 4) montre une très grande similitude avec celui de *Talpa c. caeca* (fig. 3). Les chromosomes sexuels sont identiques et les autosomes s'ordonnent de la même manière. Sur la base des sériations et des mensurations effectuées, il est impossible d'établir l'origine des chromosomes punctiformes de *Talpa c. caeca*. Ceux-ci pourraient correspondre par exemple, soit à la persistance d'un fragment centrique, soit à une délétion segmentaire intervenue dans l'un des couples autosomiques. Notons enfin que la sériation établie chez *Talpa europaea cinerea* présente de légères différences avec celle donnée par BOVEY (1949), mais elles sont explicables par l'amélioration des techniques cytologiques. Le **N.F.** de *Talpa europaea cinerea* est égal à 68.

***Neomys anomalus milleri* Mottaz**

MATÉRIEL: 1 ♀ ad. capturée à Trélex/Nyon (Vaud) le 20.6.1964.

OBSERVATIONS: Seules les préparations d'ovaires de cet individu ont fourni un très grand nombre de cinèses diploïdes caractérisées par 52 chromosomes. Si les éléments peuvent facilement être dénombrés dans les métaphases, leur analyse morphologique est rarement réalisable. La meilleure cinèse observée (fig. 5) a permis d'établir un caryogramme satisfaisant (fig. 7). Les chromosomes de dix couples environ possèdent un centromère subterminal. Dans les éléments de cinq paires, dont ceux des deux plus petites de la sériation, le bras court n'est pas visible. Tous les autres chromosomes sont méta- ou submétacentriques. N'ayant pu examiner de ♂, la nature des hétérochromosomes de *Neomys anomalus milleri* n'a pu être déterminée. Dans le caryogramme donné, les deux X ne sont donc pas séparés des autosomes.

Neomys anomalus milleri est caractérisé par un nombre diploïde égal à 52 et par un N.F. voisin de 94.

Ce nombre chromosomique est égal à celui établi par BOVEY (1949) pour *Neomys fodiens* Pennant. La morphologie des éléments présente une très grande analogie; elle est peut-être même identique chez les deux espèces. Bien que ce matériel se prête difficilement à une étude cytologique précise, j'aurais souhaité pouvoir comparer les caryotypes de ces deux *Neomys*. Mais sur six *Neomys fodiens* fixés, aucun ne m'a fourni des métaphases suffisamment claires pour une semblable recherche.

***Crocidura suaveolens mimula* Miller**

MATÉRIEL: 1 ♀ ad. portante piégée le 10.8.1961 au Salin de Badon dans la Réserve de Camargue (B.d.R., France). Sur les trois embryons, deux seulement ont été fixés, le troisième étant mort in utero.

OBSERVATIONS: Si je n'ai pu obtenir de résultats à partir des préparations de la ♀, j'ai observé dans le matériel provenant des deux embryons une grande abondance de cinèses diploïdes à 40 chromosomes (fig. 6). Le sexe des embryons n'étant pas déter-

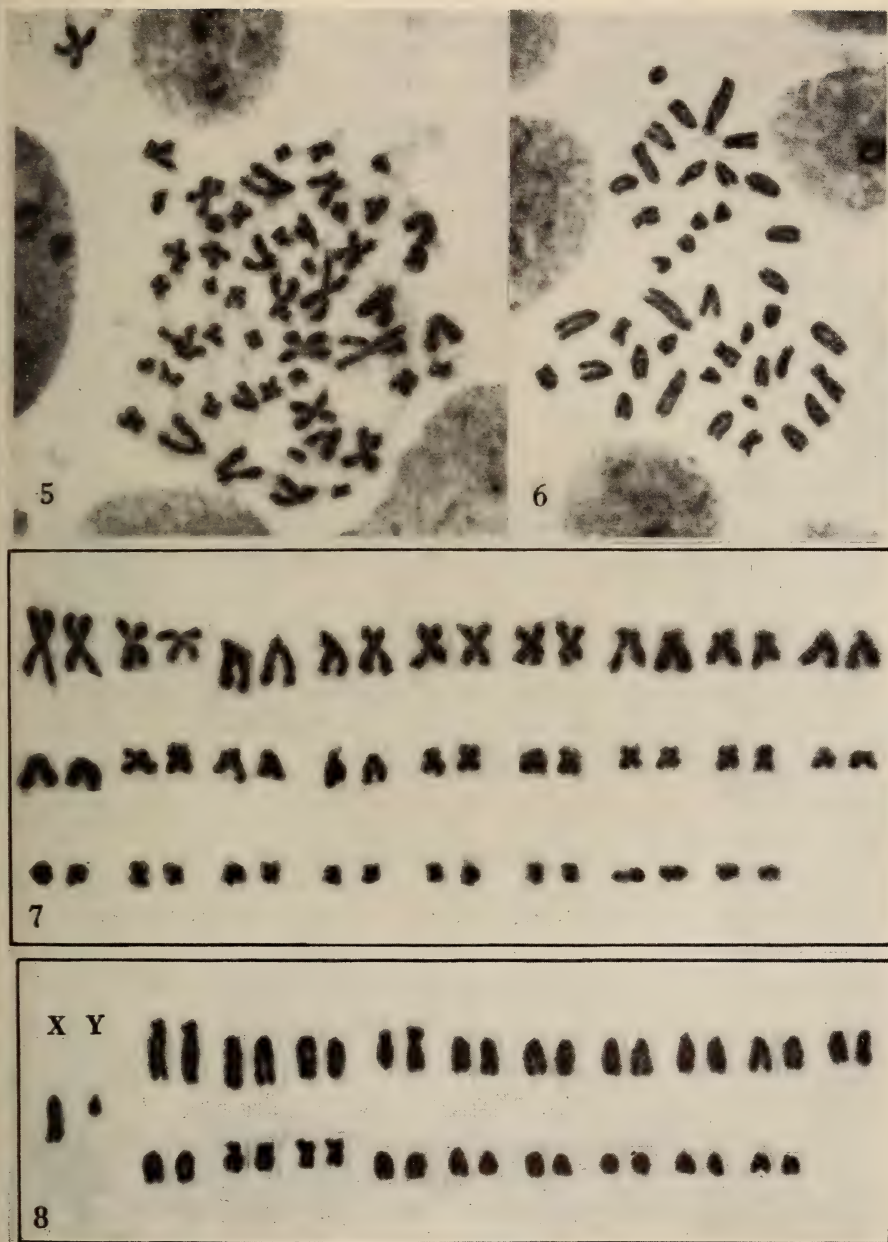


FIG. 5-8.

Divisions diploides ($\times 1800$).FIG. 5. *Neomys anomalus milleri* Mottaz. ♀. $2N = 52$. Ovaire. —FIG. 6. *Crociodura suaveolens mimula* Miller. ♂. $2N = 40$. Embryon. —

FIG. 7 ET 8. Caryogrammes correspondant aux fig. 5 et 6.

miné, j'ai effectué des sériations à partir des trois meilleures figures fournies par chaque sujet. Trouvant chez les deux individus dans l'appariement des chromosomes, une paire hétéromorphe semblable, je puis les considérer de sexe ♂ (caryogramme fig. 8). L'**X** est un très grand élément à centromère subterminal, l'**Y**, un petit chromosome de même nature. Les autosomes forment dix-neuf paires de longueur régulièrement décroissante. Cinq d'entre elles sont facilement reconnaissables, les éléments ayant un bras court bien déterminé. Les autres autosomes sont tous acrocentriques.

Le nombre chromosomique de *Crocidura suaveolens mimula* est de 40, avec un **N.F.** égal à 50.

Le nombre diploïde de cette espèce est inférieur de deux unités à celui de *Crocidura russula* Hermann dont la formule chromosomique a été étudiée par BOVEY (1949). Les données de cet auteur étant fondées sur des coupes, j'ai fixé plusieurs *Crocidura r. russula* dans la région de Nyon pour obtenir de meilleures figures. Dans la morphologie des éléments, une petite différence a été constatée, soit la présence d'une paire de petits autosomes métacentriques, ce qui avait vraisemblablement échappé aux observations de BOVEY. Le **N.F.** de cette dernière espèce doit alors être porté de 50 à 52. Le caryotype de *Crocidura r. russula* diffère sensiblement de celui de *Crocidura suaveolens mimula* et une parenté cytologique simple est difficile à établir entre ces deux espèces.

Crocidura leucodon leucodon Hermann

MATÉRIEL: 1 ♂ et 3 ♀♀ capturés à Ludwigsburg (Bade-Würtemberg, Allemagne) les 24 et 25.9.1964 et 2 ♂♂ et 1 ♀ piégés à Sion dans la Plaine du Rhône (Valais) les 17 et 18.11.1964.

OBSERVATIONS: Tous les sujets examinés ont fournis d'excellentes divisions diploïdes facilement analysables vu le petit nombre de chromosomes égal à 28 (♂ fig. 9 et ♀ fig. 10). Les sériations effectuées et la comparaison des caryogrammes (♂ fig. 11 et ♀ fig. 12) a permis de déterminer sans difficulté les hétérochromosomes. L'**X** est un élément submétacentrique de taille moyenne, l'**Y**, un petit acrocentrique. Les autosomes se rangent en une série d'éléments dont l'appariement n'offre que peu de difficultés vu la position toujours nette des centromères. Dans les plus grandes paires, les

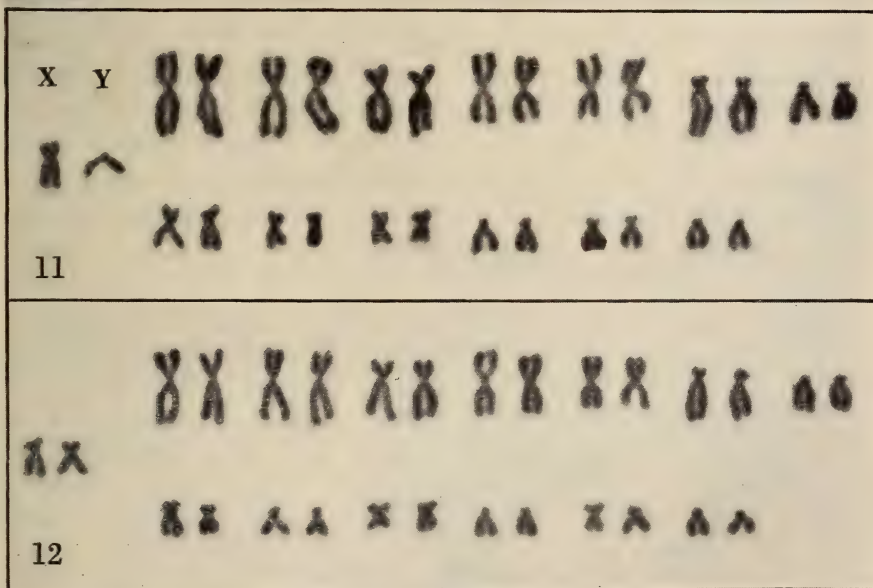
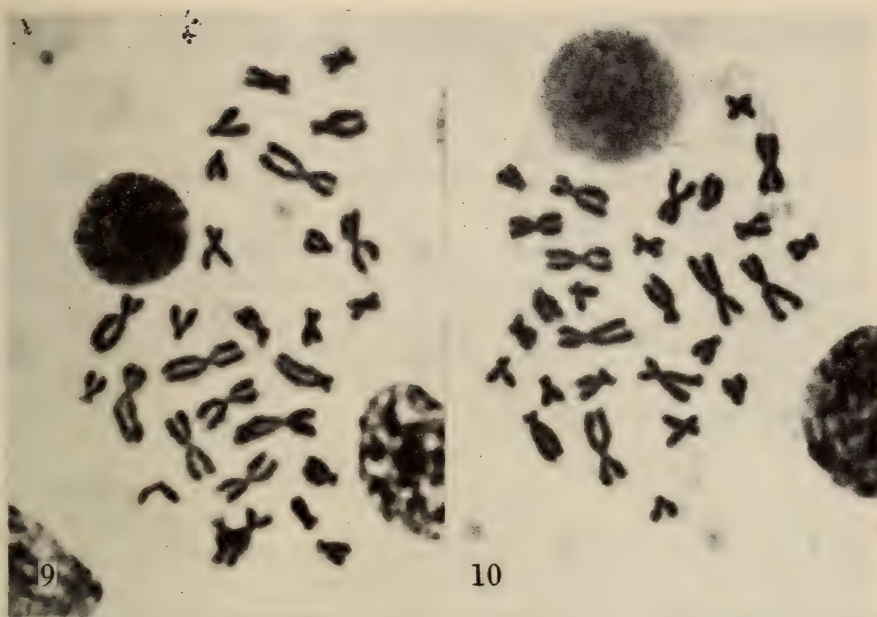


FIG. 9-12.

Divisions diploïdes. *Crocidura l. leucodon* Hermann. $2N = 28$.
Rate ($\times 1800$).

FIG. 9. ♂. — FIG. 10. ♀. — FIG. 11 ET 12. Caryogrammes correspondant
aux fig. 9 et 10.

éléments des couples 1 et 2 submétacentriques peuvent cependant être parfois confondus; de même, les chromosomes des paires 4 et 5 quasi métacentriques. Dans l'appariement des éléments de plus petite taille, la distinction des couples n'est précise que lorsque la contraction est uniforme.

Crocidura l. leucodon est caractérisé par un nombre diploïde égal à 28 avec un **N.F.** de 56.

Du point de vue cytologique, *Crocidura l. leucodon* est nettement distincte des deux autres espèces du genre *Crocidura* étudiées, mais elle leur reste cependant apparentée par son **N.F.** Cette espèce a subi une évolution chromosomique plus marquée, fondée essentiellement sur des fusions centriques et conduisant à la formation d'un petit nombre d'éléments méta- ou submétacentriques. Elle occupe

TABLEAU 1.

Liste des nombres diploïdes (**2N**) et des nombres fondamentaux (**N.F.**) des *Insectivores* européens.

	2 N	N. F.	
Erinaceidae			
<i>Erinaceus europaeus</i> L.	48	88	PAINTER, 1925 — BOVEY, 1949
Talpidae			
<i>Talpa europaea cinerea</i> Gmelin	34	68	BOVEY, 1949
<i>Talpa caeca caeca</i> Savi	36	70	
Soricidae			
<i>Sorex minutus</i> L.	42	56	MEYLAN, 1965b
<i>Sorex caecutiens</i> Laxmann	42	68	SKAREN et HALKKA, 1966
<i>Sorex araneus</i> L.			
« espèce chromosomique A »	♂ 23, ♀ 22	42	} données résumées voir MEYLAN, 1964, 1965a
« espèce chromosomique B »	♂ 21-33, ♀ 20-32	40	
<i>Sorex isodon</i> Turov	42 ?		HALKKA et SKARÉN, 1964
<i>Sorex alpinus</i> Schinz	58 ?		MEYLAN et OTT, inédit
<i>Neomys fodiens</i> Pennant	52	92 ?	BOVEY, 1949
<i>Neomys anomalus milleri</i> Mottaz	52	94 ?	
<i>Crocidura suaveolens mimula</i> Miller	40	50	
<i>Crocidura russula russula</i> Hermann	42	52	BOVEY, 1949
<i>Crocidura russula pulchra</i> Cabrera	42	52	MEYLAN, inédit
<i>Crocidura leucodon leucodon</i> Hermann	28	56	

dans les musaraignes du genre *Crocidura* une position comparable à celle de *Sorex araneus* (types **A** et **B**) parmi les espèces du genre *Sorex*.

Ces données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores européens, auxquelles s'ajoutent encore celles de HALKKA et SKAREN (1964, 1966), permettent d'établir une liste plus complète des nombres diploïdes ($2N$) et des nombres fondamentaux (**N.F.**) des espèces européennes (Tableau 1). Les grandes différences généralement observées dans les caryogrammes des représentants de cet ordre témoignent d'une évolution chromosomique complexe accompagnant une différenciation morphologique souvent faible. Seules les deux espèces de *Neomys* possèdent des caryotypes peut-être identiques. Enfin si *Sorex minutus*, *S. caecutiens* et *S. isodon* sont caractérisés par le même nombre diploïde, les données que nous possédons sur la morphologie de leurs chromosomes, bien qu'encore imprécises, montrent de nettes différences.

L'évolution chromosomique au sein de l'ordre des Insectivores correspond à celle observée chez l'ensemble de Mammifères (MATTHEY, 1958), mais vu l'origine ancestrale du groupe, il s'y ajoute encore une différenciation souvent plus accusée des caryotypes. Dans de nombreux cas, la systématique des Insectivores d'Europe est encore imprécise et il ne fait aucun doute que les données cytologiques permettront encore de parfaire nos connaissances taxonomiques.

RÉSUMÉ

Les formules chromosomiques de quatre espèces d'Insectivores européens sont décrites: *Talpa c. caeca* $2N = 36$, *Neomys anomalus milleri* $2N = 52$, *Crocidura suaveolens mimula* $2N = 40$ et *Crocidura l. leucodon* $2N = 28$. Ces données nouvelles s'ajoutent à celles préalablement établies par divers auteurs (Tableau 1). La grande diversité des caryotypes témoigne d'une évolution chromosomique souvent complexe chez les Insectivores.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Chromosomenformeln von vier europäischen Insektenfresserarten werden beschrieben: *Talpa c. caeca* $2N = 36$, *Neomys*

anomalus milleri $2N = 52$, *Crocidura suaveolens mimula* $2N = 40$ und *Crocidura l. leucodon* $2N = 28$. Diese neue Daten ergänzen die von verschiedenen Autoren bereits erlangten Resultate (Tab. 1). Die grosse Verschiedenartigkeit der Karyotypen lässt bei den Insektenfressern auf eine meist komplexe Chromosomenevolution schliessen.

SUMMARY

The chromosome complements of four species of european Insectivores are described: *Talpa c. caeca* $2N = 36$, *Neomys anomalus milleri* $2N = 52$, *Crocidura suaveolens mimula* $2N = 40$ and *Crocidura l. leucodon* $2N = 28$. These new data come in addition to those previously established by different authors (Table 1). The big diversity of the caryotypes in the Insectivores order is in favour of an often complex chromosome evolution.

BIBLIOGRAPHIE

- BOVEY, R. 1949. *Les chromosomes des Chiroptères et des Insectivores*. Rev. suisse Zool. 56: 371-460.
- HALKKA, O. et U. SKARÉN. 1964. *Evolution chromosomique chez genre Sorex: nouvelle information*. Exper. 20: 314.
- MATTHEY, R. 1958. *Les chromosomes des Mammifères euthériens. Liste critique et essai sur l'évolution chromosomique*. Arch. J. Klaus Stft. 33: 253-297.
- MEYLAN, A. 1964. *Le polymorphisme chromosomique de Sorex araneus L. (Mamm.-Insectivora)*. Rev. suisse Zool. 71: 903-983.
- 1965a. *Répartition géographique des races chromosomiques de Sorex araneus L. en Europe (Mamm.-Insectivora)*. Rev. suisse Zool. 72: 636-646.
- 1965b. *La formule chromosomique de Sorex minutus L. (Mammalia-Insectivora)* Exper. 21: 268.
- PAINTER, Th. S. 1925. *A comparative study of the chromosomes of Mammals*. Nat. 59, p. 385.
- SKARÉN, U. et O. HALKKA, 1966. *The karyotype of Sorex caecutiens Laxmann*. Hereditas 54 (3): 376-378.

N^o 38. **Rudolf Weber**, Bern. — Über den Wirkungsmechanismus des Thyroxins in den Metamorphose der Amphibien. (Mit 3 Textabbildungen.)

Abteilung für Zellbiologie des Zoologischen Instituts der Universität Bern.

1. PROBLEMSTELLUNG

Die Verwandlung oder "Metamorphose" der Kaulquappe zum Jungfrosch beruht auf einem zeitlich und räumlich geordneten Muster von Aufbau- und Abbauprozessen, die durch Hormone der Schilddrüse ausgelöst werden. In zellbiologischer Sicht bedeutet das morphogenetische Geschehen nichts anderes als eine Aktivierung der Proteinsynthese in den larvalen Geweben. Infolgedessen bietet der Metamorphoseprozess bei Kaulquappen ein günstiges Modell, um die hormonale Beeinflussung der Proteinsynthese mit experimentellen Methoden zu untersuchen. In diesem Zusammenhang erscheint die Verwendung von Hemmstoffen der Proteinsynthese besonders aktuell, da von verschiedenen Stoffen, so von Actinomycin, Puromycin bzw. Chloramphenicol, bekannt ist, welche Teilprozesse der Proteinsynthese unter ihrer Einwirkung gehemmt sind. Auf Grund der Wirkung solcher Stoffe im Metamorphoseprozess erscheint eine präzisere Lokalisation der Angriffsorte des Thyroxins möglich (FRIEDEN, 1964).

Erste Befunde über die Metamorphosehemmung durch Actinomycin D, ein Antibioticum, das die Bildung der Boten-Ribonucleinsäure bzw. den Prozess der Genaktivierung blockiert (REICH, 1963), sind vor kurzem für neotene Axolotl (ZALTA und BEETSCHEN, 1965) und für *Xenopus*-Larven (WEBER, 1965) bekannt geworden. Im folgenden werden die bisher vorliegenden Ergebnisse über die Wirkung von Actinomycin D auf die Metamorphose von *Xenopus*-Larven zusammengefasst, und ihre Bedeutung für die Interpretation der Thyroxinwirkung diskutiert.

2. ALLGEMEINE KENNZEICHNUNG DER WIRKUNG VON ACTINOMYCIN D

Für die Versuche wurden *Xenopus*-Larven nach erfolgtem Durchbruch der Vorderbeine, d. h. beim Uebergang in den "Meta-

morphoseklimax“ mit Actinomycin D¹ (AMD) behandelt. Wie in früheren Versuchen bereits gezeigt werden konnte, erwies sich die Methode der intraperitonealen Injektion als besonders wirksam

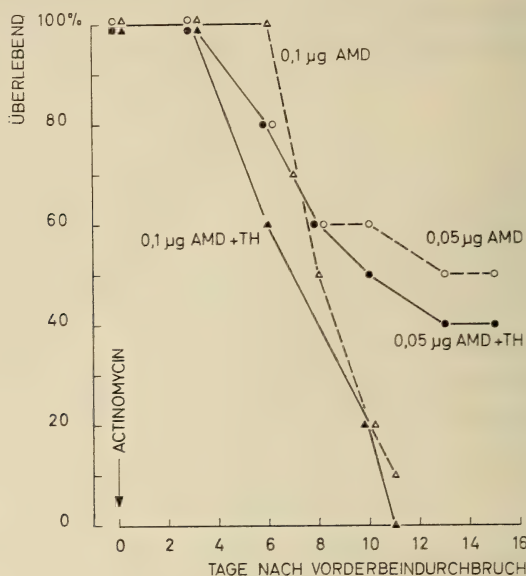


Abb. 1.

Der Einfluss von Actinomycin D auf die Überlebensdauer von metamorphosierenden Xenopuslarven.

100% = 10 Larven,

TH = zusätzliche Dauerbehandlung mit 1:50 Millionen L-Thyroxin.

(WEBER, 1965). Je Larve wurden 0,2-0,05 γ AMD in 5 μ l Holtfreterlösung verabreicht. In einer Versuchsreihe wurden Kaulquappen nach Injektion von 0,05 γ AMD noch zusätzlich einer Dauerbehandlung mit 1:50 Millionen L-Thyroxin (Fluka AG., Buchs/SG) unterworfen.

Wie aus Abbildung 1 hervorgeht, ist die Sterblichkeit der AMD-behandelten Larven beträchtlich. Ein 50%iger Ausfall ist bei einer Dosis von 0,1 γ AMD etwa nach 8 Tagen und bei einer solchen von 0,05 γ AMD nach etwa 12 Tagen zu verzeichnen. Gleichzeitige Behandlung mit L-Thyroxin erhöht die Sterblichkeit. Es ist zu

¹ Für die freundliche Ueberlassung von Actinomycin D sei den Merck Sharp & Dohme Research Laboratories, Rahway (N. J.) USA bestens gedankt.

beachten, dass während der ersten 7 Tage der Behandlung der Ausfall an Larven für 0,1 bzw. 0,05 γ AMD etwa gleich ist. Erst nach dem 8. Tag ist ein deutlicher Unterschied in der Sterblichkeit festzustellen; sie erreicht bei Larven mit 0,1 γ AMD 100%, während solche mit 0,05 γ AMD zu 50% überleben.

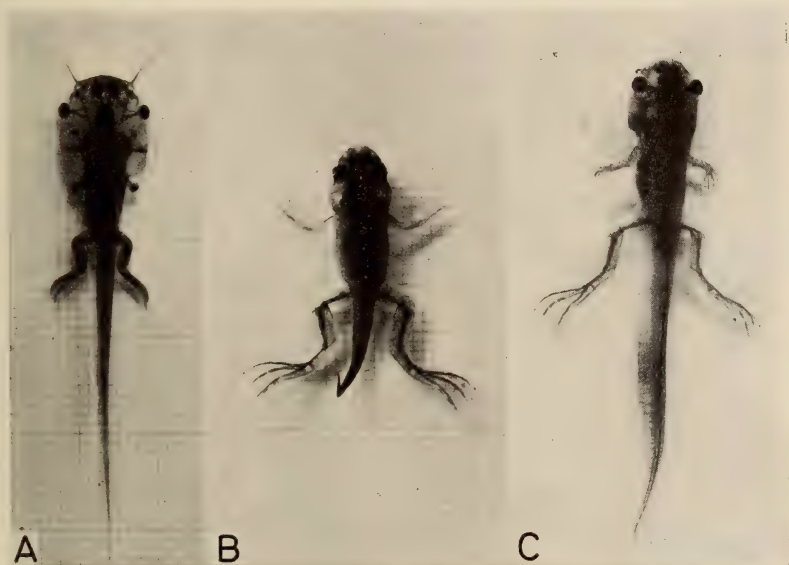


Abb. 2.

- Die Metamorphosehemmung durch Actinomycin D bei *Xenopus*larven.
 A = Larve nach Durchbruch der Vorderbeine, Uebergang zum Metamorphoseklimax (Versuchsbeginn).
 B = Larve in Metamorphose, 7 Tage nach Durchbruch der Vorderbeine (Kontrolle).
 C = Larve 7 Tage nach Injektion von 0,1 γ Actinomycin D. Metamorphosehemmung ist zu erkennen am persistierenden Schwanz und an der verzögerten Umwandlung der Kopfregion (Kiemen, Fühler).

Behandelte Larven, welche den 7. Tag überleben, zeigen ausnahmslos eine starke Metamorphosehemmung (Abb. 2). Diese äussert sich am auffälligsten darin, dass der Kaulquappenschwanz erhalten bleibt, ferner in der verzögerten Umwandlung des Kopfes (Kiemenregion, Riechgruben, Fühler). Im Gegensatz dazu scheint das Längenwachstum der Hinterbeine nur wenig betroffen zu sein. Immerhin sei angemerkt, dass bei höheren Dosen AMD ($> 0,1 \gamma$

je Larve) in zunehmendem Masse Lähmungserscheinungen und teratogene Effekte an Vorder- und Hinterbeinen auftreten¹.

Damit ist gezeigt, dass Actinomycin D, ein Hemmstoff der Proteinsynthese, nach einmaliger Verabreichung zu Beginn des Metamorphose-klimax bei den überlebenden *Xenopus*-Larven eine nachhaltige Verzögerung der morphogenetischen Prozesse bewirkt. Dabei ist vor allem die Rückbildung der larvalen Strukturen betroffen.

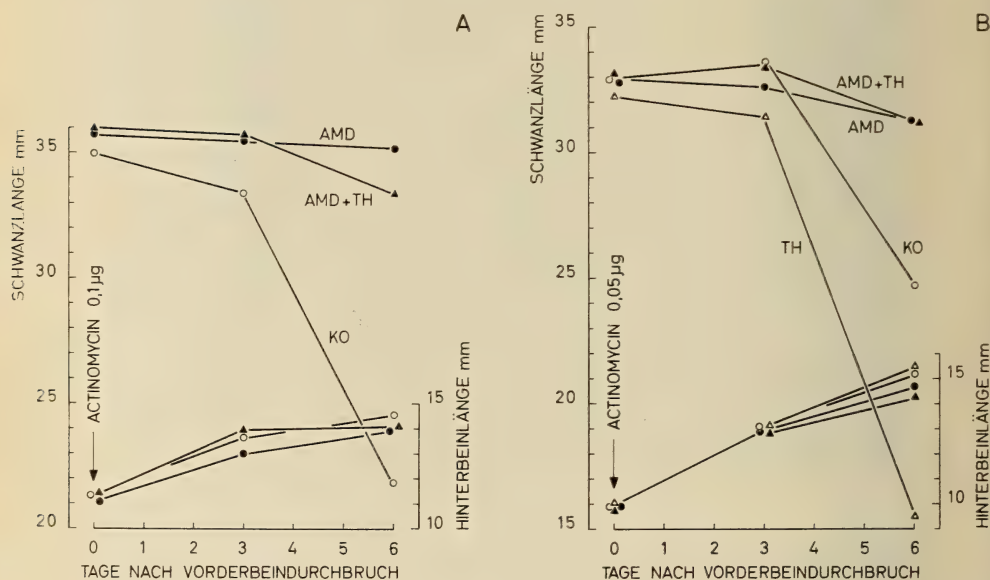


Abb. 3.

Die Wirkung von Actinomycin D auf das Wachstum der Hinterbeine und die Rückbildung des larvalen Schwanzes.

A = Mittelwerte von 3 Versuchsgruppen mit je 10 Larven am Tag 0 (Versuch A). AMD = 0,1γ Actinomycin D, AMD+TH = 0,1γ Actinomycin D + Dauerbehandlung L-Thyroxin 1:50 Millionen, KO = unbehandelte Larven.

B = Mittelwerte von 3 Versuchsgruppen mit je 10 Larven am Tag 0: AMD = 0,05γ Actinomycin D, AMD+TH = Actinomycin D 0,05γ + Dauerbehandlung L-Thyroxin 1:50 Millionen, TH = 1:50 Millionen L-Thyroxin, und einer Kontrollgruppe = KO mit 5 Larven

¹ Auf die teratogene Wirkung von Actinomycin D haben Tuchmann-Duplessis und Mercier-Parot (1958) erstmals hingewiesen.

3. DIE UNTERSCHIEDLICHE BEEINFLUSSUNG VON WACHSTUM UND GEWEBERÜCKBILDUNG DURCH ACTINOMYCIN D

Zur näheren Kennzeichnung der AMD-Wirkung wurden das Längenwachstum der Hinterbeine und die Rückbildung des Schwanzes als Metamorphosemerkmale, die besonders empfindlich auf Thyroxin ansprechen, herangezogen. Die Ergebnisse von zwei Messreihen sind in den Abbildungen 3 A und B dargestellt. Für die Auswertung wurden jedoch nur die ersten 6 Tage der AMD-Behandlung berücksichtigt, da infolge des Ausfalls an Larven die Mittelwerte für behandelte Larven nach dem 6. Tag kaum mehr als repräsentativ betrachtet werden können.

Die in Abbildung 3 enthaltenen Kurvenbilder für die Hinterbein- bzw. die Schwanzlänge lassen einen auffälligen Unterschied in der Wirkung von AMD erkennen: Das Längenwachstum der Hinterbeine ist bei spontan metamorphosierenden Kontrollen und bei AMD-behandelten Larven — trotz Metamorphosehemmung — kaum verschieden; bezogen auf den Metamorphosebeginn schwankt die relative Zunahme der Hinterbeinlänge zwischen 24-29% im

TABELLE.

Die Wirkung von Actinomycin D auf das Wachstum der Hinterbeine und die Rückbildung des Schwanzes von Xenopuslarven.

	Mittelwerte und Streuung in % der Werte von Tag 0				N	
	Hinterbeinlänge (H)		Schwanzlänge (S)			
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$		
Kontrollen	128,8 \pm 4,3	153,5 \pm 3,4	62,5 \pm 5,9	75,1 \pm 6,3	10	5
Kontrollen + Thyroxin	—	147,6 \pm 3,0	—	48,1 \pm 4,8	—	4
AMD	125,8 \pm 1,3	148,5 \pm 6,1	98,3 \pm 3,2	95,4 \pm 2,0	10	8
AMD + Thyroxin	123,7 \pm 4,7	145,9 \pm 6,1	92,6 \pm 5,2	94,0 \pm 3,3	10	8
Versuch	A	B	A	B	A	B

AMD = Actinomycin D = 0,1 γ /Larve in Versuch A bzw. 0,05 γ /Larve in Versuch B

Thyroxin = 1:50 Millionen L-Thyroxin

N = Zahl der Messungen

ersten und zwischen 46-54% im zweiten Versuch (Tabelle). Im Gegensatz dazu ist für die Rückbildung des Schwanzes eine Hemmwirkung von AMD festzustellen. Während bei unbehandelten Kontrollarven, die unter dem Einfluss der autochthonen Schilddrüsenhormone metamorphosieren, die relative Abnahme der Schwanzlänge bezogen auf den Metamorphosebeginn 25-37% und bei zusätzlicher Thyroxinbehandlung (1: 50 Millionen L-Thyroxin) sogar 52% erreicht, so beträgt diese bei AMD-Larven nur 2-7% (Tabelle).

Zusammenfassend ergibt sich aus den Messungen, dass die einmalige Behandlung mit 0,05-0,1 γ AMD die Rückbildung des Schwanzes praktisch vollkommen, das Längenwachstum der Hinterbeine hingegen nicht wesentlich hemmt. Die durch AMD-bedingte Hemmung der Schwanzrückbildung wird unter dem Einfluss von zusätzlichem Thyroxin in metamorphosefördernder Konzentration nicht aufgehoben.

4. DISKUSSION

Die quantitative Auswertung von Metamorphosereaktionen hat zum überraschenden Befund geführt, dass AMD bei metamorphosebereiten Larven die Rückbildung des Schwanzes hemmt, jedoch das Wachstum der Hinterbeine nicht wesentlich beeinflusst. Da AMD auch die Umwandlung der Kiemenregion erheblich verzögert, könnte man annehmen, dass die Geweberückbildung gegenüber diesem Hemmstoff empfindlicher ist als die Wachstumsprozesse. In diesem Zusammenhang sei noch erwähnt, dass ZALTA und BEETSCHEN (1965) am Axolotl mit AMD die Rückbildung der Aussenkien blockieren konnten, ohne die Verhornung der Epidermiszellen zu beeinflussen. Die Frage, ob die unterschiedliche Wirkung von AMD auf Wachstums- und Rückbildungsprozesse für die Amphibienmetamorphose allgemein zutrifft, muss durch weitere Untersuchungen abgeklärt werden.

Hinsichtlich der Rückbildungsprozesse müsste man auf Grund der herrschenden Vorstellung, wonach AMD den Vorgang der Informationsabgabe blockiert (REICH, 1963), postulieren, dass die Auslösung der Geweberückbildung mit der Aktivierung von Genen verknüpft ist. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass die Neusynthese von proteolytischen Fermenten, welche im Verlaufe

der Schwanzrückbildung nachgewiesen werden konnte (WEBER, 1963), unter der Einwirkung von AMD unterbleibt (WEBER, 1965). Allerdings lässt sich die Frage, ob die Hemmung der Neusynthese von Proteasen im Schwanzgewebe die Primärwirkung des AMD darstellt, auf Grund der vorliegenden Befunde nicht beantworten.¹

Für das Verständnis der Wirkungsweise des Thyroxins entscheidend ist schliesslich der Nachweis, dass die Metamorphosehemmung unter der Einwirkung von AMD durch zusätzliches Thyroxin nicht aufgehoben wird. Es ist daher wahrscheinlich, dass AMD seine Hemmwirkung *nicht* zentral durch Blockierung der Thyroxinproduktion, sondern peripher entfaltet, wobei offenbar die Ansprechbarkeit der larvalen Gewebe auf Thyroxin aufgehoben wird. Falls AMD auch in den Geweben der Kaulquappe den Prozess der Informationsabgabe an das Cytoplasma unterbindet, wäre zu fordern, dass das Thyroxin seinen Angriffspunkt in den Kernen hat, d. h. den Metamorphoseprozess durch selektive Aktivierung von Genen steuert. Eine solche Deutung wird auch nahegelegt durch erste biochemische Befunde, aus denen hervorgeht, dass im Lebergewebe von Kaulquappen die Biosynthese von Boten-Ribonucleinsäure unter der Einwirkung von Trijodthyronin erhöht ist, und dass Thyroxin auch beim Warmblüter in den Prozess der Proteinsynthese eingreift (FRIEDEN, 1964). Somit dürfte die seinerzeit von KARLSON (1961) entwickelte Hypothese, wonach Hormone durch die Beeinflussung der Biosynthese von Proteinen in das Differenzierungsgeschehen eingreifen, auch für die morphogenetische Wirkung des Thyroxins in der Amphibienmetamorphose zutreffen.

Die Arbeit wurde mit Hilfe eines Forschungskredites des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung durchgeführt. (Projekt Nr. 2546). Herrn T. Wyler sei an dieser Stelle für die wertvolle technische Assistenz bestens gedankt.

¹ *Anmerkung bei der Korrektur:*

Einer soeben erschienen Arbeit von J. R. Tata (Develop. Biol. 13, 77-94 (1966)) ist zu entnehmen, dass Actinomycin D, Puromycin und Cycloheximid die Auslösung der Geweberückbildung in isolierten Schwanzspitzen von Kaulquappen (*Rana temporaria*) durch Trijodthyronin verhindern, wobei gleichzeitig auch der Einbau von Uridin in Ribonucleinsäure bzw. von Aminosäuren in Proteine gehemmt ist. Es muss daher angenommen werden, dass die hormonal bedingte Rückbildung larvaler Gewebe an einen intakten Mechanismus der Proteinsynthese gebunden ist.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach intraperitonealer Injektion von 0,1-0,05 γ Actinomycin D in *Xenopus*-Larven beim Uebergang zum Metamorphose-klimax ist die Rückbildung larvaler Organe (Schwanz, Kiemenregion) stark gehemmt, während das Wachstum der Hinterbeine kaum betroffen ist. Da zusätzliches Thyroxin die durch Actinomycin D bedingte Metamorphosehemmung nicht aufhebt, ist anzunehmen, dass Actinomycin D die Ansprechbarkeit der larvalen Gewebe auf Thyroxin blockiert. Es ist wahrscheinlich, dass die Metamorphose-wirkung des Thyroxins auf der spezifischen Aktivierung von Genen und damit auf der hormonalen Beeinflussung der Biosynthese von Proteinen in den larvalen Geweben beruht.

SUMMARY

Following intraperitoneal injection of 0.1-0.05 μg Actinomycin D at the beginning of the metamorphic climax, *Xenopus* larvae display a marked delay in the involution of larval structures (tail, gill region), but not in the outgrowth of the hindlimbs. Since additional thyroxine does not abolish the inhibitory effect, it is concluded that Actinomycin D suppresses the responsiveness of the larval tissues to the metamorphic hormones. It is likely that the morphogenetic effects of thyroxine are mediated by the activation of specific genes and thus by the release of biosynthetic messages in the responsive larval tissues.

RÉSUMÉ

Après une injection intrapéritonéale de 0,1-0,05 μg d'actinomycine D, au début de la métamorphose, les larves de *Xenopus* montrent un retard net dans l'involution des structures larvaires (queue, région des branchies); cependant, la croissance des pattes postérieures est à peine influencée. Comme des doses supplémentaires de thyroxine n'abolissent pas l'effet inhibiteur, on conclut que l'actinomycine D annihile la réceptivité des tissus larvaires aux hormones de la métamorphose. Il est probable que les effets morphogénétiques de la thyroxine sont obtenus par l'activation de gènes spécifiques et ainsi par la libération de messages biosynthétiques dans les tissus larvaires responsifs.

LITERATUR

- FRIEDEN, E. 1964. *Thyroid hormones and anuran differentiation: RNA and protein biosynthesis; temperature effects*. Proc. 2nd Internat. Congr. Endocrinology, London: 35-54.
- KARLSON, P. 1961. *Biochemische Wirkungsweise der Hormone*. Dtsch. med. Wschr. 86: 668-674.
- REICH, E. 1963. *Biochemistry of actinomycins*. Cancer Res. 23: 1428-1441.
- TUCHMANN-DUPLESSIS, H. et L. MERCIER-PAROT. 1958. *Sur l'activité tératogène chez le Rat de l'actinomycine D*. C. R. Acad. Sci. Paris 247: 2200-2203.
- WEBER, R. 1963. *Zur Aktivierung der Kathepsine im Schwanzgewebe von Xenopuslarven bei spontaner und „in vitro“ induzierter Rückbildung*. Helv. Physiol. Acta 21: 277-291.
- 1965. *Inhibitory effect of actinomycin D on tail atrophy in Xenopus larvae at metamorphosis*. Experientia 21: 665-666.
- ZALTA, J.-P. et J.-C. BEETSCHEN. 1965. *Influence de l'actinomycine D sur la métamorphose induite par la thyroxine chez l'Axolotl*. C. R. Acad. Sci. Paris 260: 2921-2924.

N^o 39. **M.-M. Perret, H.-J. Huggel et W. Geiger.** —
Développement du cœur embryonnaire de la truite:
formation de fibres striées ¹. (Avec 2 planches hors texte)

Laboratoire d'Anatomie et Physiologie comparées, Université de Genève.

Nous avons étudié la différenciation histologique du cœur de l'embryon chez la truite (*Salmo gairdneri irideus*) sous un microscope avec contraste de phase (PERRET, 1965) et nous continuons ce travail par la comparaison en lumière polarisée.

TECHNIQUE ET MATÉRIEL

L'embryon sorti de sa coque, nous arrachons le sac vitellin du reste du corps, puis nous détachons le cœur au moyen de pinces

¹ Avec l'aide du Fonds National Suisse de la Recherche scientifique n^o 3065 et de la Fondation Georges et Antoine Claraz.

à horloger, en avant sous l'ébauche des branchies, en arrière à l'attache du sac vitellin. Nous effectuons ces diverses opérations dans une solution de Ringer tamponnée à un pH de 7,4. Le cœur est déposé entre lame et lamelle avec 1-2 gouttes de sérum de truite. Souvent nous dilacérons le tissu cardiaque, plus rarement nous avons essayé d'écraser le cœur déjà recouvert de la lamelle. Malheureusement, dans ce cas, bien que les cellules soient mieux isolées, et de ce fait d'un examen plus facile, il y a très vite formation d'artéfacts. Puis l'examen du cœur a lieu sous un microscope pourvu d'un contraste de phase, ou entre Nicol croisé (SCHMIDT, 1958 et ERNST, 1963).

RÉSULTAT

Le cœur d'un embryon de 45 somites (photo n° 1) est divisé par sa courbure en 2 cavités: le futur atrium et le futur ventricule. Le myoépithélium d'une seule assise en est le tissu; à l'intérieur du tube et délimitant la cavité interne nous apercevons par transparence l'endothélium. C'est aux environs de cet âge que les fibroblastes apparaissent; à ce stade nous n'avons aucune biréfringence.

Plus tard, alors que des structures linéaires sont visibles entre Nicol croisé, nous voyons un enchevêtrement de fibres biréfringentes (photos nos 2, 3, 4).

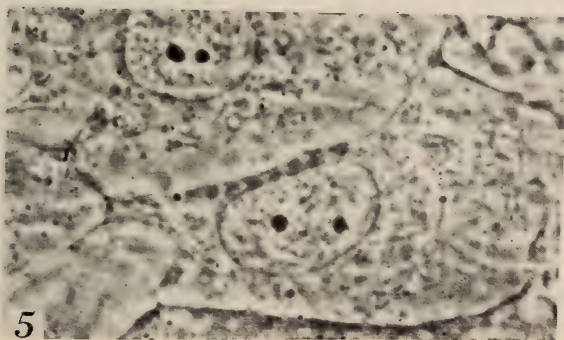
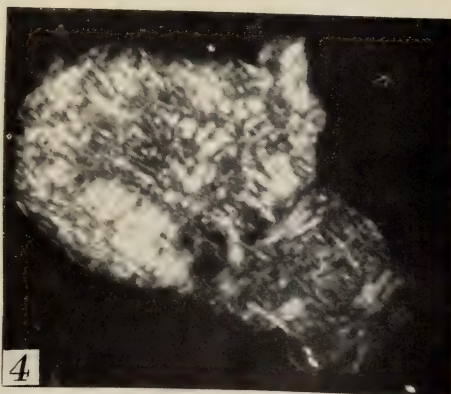
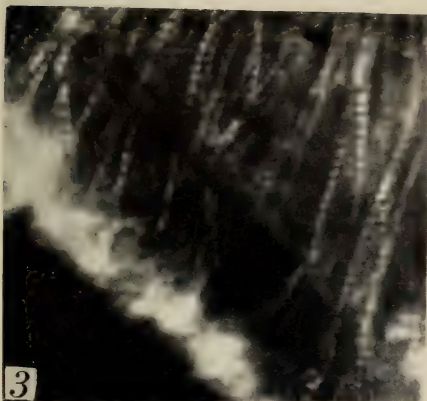
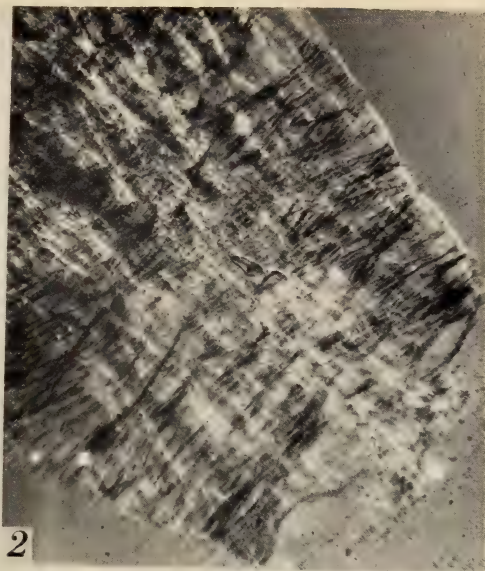
Nous remarquons alors une différence quantitative entre l'atrium et le ventricule. Ce dernier est bourré de fibres biréfringentes; elles sont même si nombreuses que le faisceau du Nicol croisé qui le traverse transforme les fibres musculaires, pressées les unes contre les autres, en plages lumineuses (photo n° 4).

L'atrium est plus pauvre, nous pourrions presque en dénombrer les fibres.

L'apparition des stries est à l'image de cette photo: lentes et relativement espacées dans l'atrium, rapide et aussitôt en grand nombre dans le ventricule.

L'atrium.

A 38 somites, au début des contractions, les cellules sont de type épithélial.



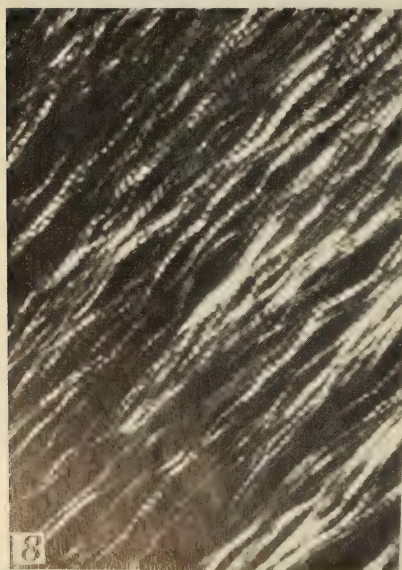
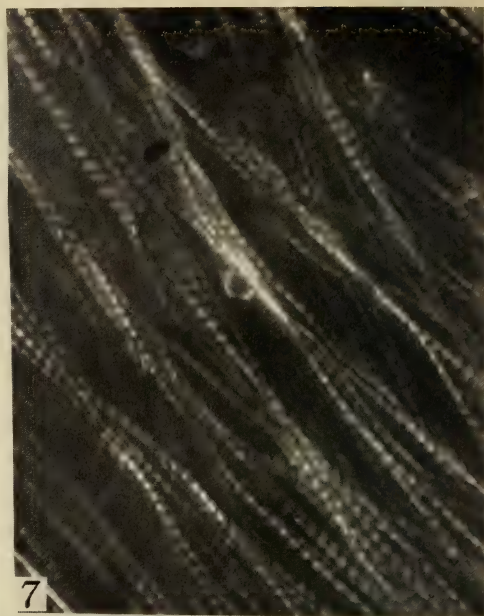
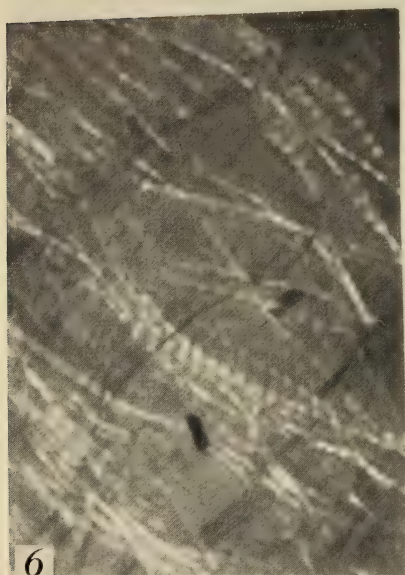
N° 1: Cœur entier 45 somites au contraste de phase $\times 200$. Observer le myo-épithélium extérieur bien développé et l'endothélium mince.

N° 2: Atrium entre Ni x, $\times 400$; stade de l'œuf embryonné à yeux pigmentés et pigmentation dorsale rare (stade 3 Huggel 1954).

N° 3: Détail du n° 2 au microscope polarisant; myofibrilles isolées, en transparence l'endothélium (halo grisâtre), épithélium épais (lumineux par réfraction).

N° 4: Cœur entier entre Ni x, $\times 80$; éclosion imminente.

N° 5: Atrium à 65 somites, contraste de phase $\times 1700$; formation des fibres.



N° 6: Atrium entre Ni x; mise en évidence des myofibrilles en formation.

N° 7: Atrium à l'éclosion Ni x; constitution de fibres par accolement de myofibrilles.

N° 8: Jeunes alevins Ni x.

N° 9: Adultes Ni x.

Puis elles s'allongent. De nombreux filaments font leur apparition, jetés en tous sens dans le cytoplasme: nous sommes en présence de fibroblastes. En lumière polarisée il n'y a aucune trace de biréfringence: les structures micellaires ne peuvent pas encore être détectées à ce stade.

A 65 somites (photo n° 5) dans l'œuf à peine embryonné (dont les yeux sont visibles à travers la coque, grâce à leur pigment) la cellule a gardé son gros noyau ovoïde. Sur le pourtour de celle-ci quelques fibres striées sont reconnaissables à l'alternance de bandes claires et sombres. Ces fibres sont isolées et ne semblent pas traverser toute la longueur de la cellule. Peut-être les quelques taches sombres dans le prolongement de la fibre indiquent des éléments d'une striation visible au M.E. Les filaments courts répartis dans le cytoplasme sont des fragments de myofibrilles en voie d'organisation et qui, en certaines régions, sont déjà alignées en fibre.

Au microscope polarisant (photo n° 6) elles possèdent une striation se jouant des obstacles de la membrane. Des rétrécissements de l'épaisseur doivent correspondre aux régions où la striation disparaissait au contraste de phase.

Les images vues au contraste de phase ou entre Nicol croisé sont complémentaires; en effet, les fibres bien organisées entre Nicol croisé correspondent aux seuls éléments visibles du contraste de phase, les myofibrilles fines de la lumière polarisée et surtout du microscope électronique apparaissent sous forme de microfilaments.

Chez un cœur plus âgé, les fibres traversent le champ microscopique un peu dans tous les sens. C'est pourquoi nous les voyons biréfringentes ou en extinction; ceci suivant l'angle qu'elles forment avec le plan de polarisation (photo n° 6).

Le ventricule.

Entre 50 et 55 somites, alors que le tube cardiaque vient de se séparer en 2 chambres par sa torsion, nous voyons entre Nicol croisé les premiers signes d'une organisation fibrillaire (cf. photos nos 5 et 6).

Des structures linéaires s'allument et s'éteignent $4 \times$ pendant la rotation de 360° du ventricule sur la platine, elles sont bir. + et là où confluent plusieurs fibrilles, il y a épaississement, et c'est dans cet élargissement qu'apparaissent des stries.

Ce processus du développement musculaire, une fois déclenché se poursuit bien après l'éclosion. Nous pouvons suivre cette brusque poussée tant dans l'oreillette que dans le ventricule (photos nos 7 et 8) et jusqu'à l'âge adulte (photo n° 9).

Nous constatons dans les stades très avancés, alors que le muscle est différencié, la disparition des myofibrilles isolées en faveur des faisceaux musculaires; les quelques éléments séparés des travées représentent déjà des fibres composées de plusieurs myofibrilles (OLIVO, 1964).

En conclusion, les filaments visibles, au contraste de phase, à 65 somites dans l'oreillette, plus tôt dans le ventricule, s'organisent en fibres striées qui se répandent de proche en proche dans le champ microscopique.

Entre Nicol croisé, le premier signe d'organisation fibrillaire est de longues fibres de biréfringence + qui montrent parfois des élargissements où naissent les stries: Ceci entre 55 et 60 somites pour le ventricule et dans l'œuf s'embryonnant pour l'oreillette.

BIBLIOGRAPHIE

- ERNST, E. 1963. *Biophysics of the striated muscle*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- HUGGEL, H.-J. und W. WILBRANDT. 1954. *Methodik und Resultate direkter mechanischer Registrierung am isolierten embryonalen Forellenherzen (S. trutta L.)*. Helv. Physiol. Acta 12: C21-C24.
- OLIVO, O. M., R. LASCHI e M. L. LUCCHI. 1964. *Genesi delle miofibrille del cuore embrionale di pollo osservate al microscopio elettronico e inizio dell'attività contrattile*. Lo Sperimentale 114: 69-78.
- PERRET, M.-M. et H. J. HUGGEL. 1965. *Différenciation du muscle embryonnaire du cœur de la truite. Etude au contraste de phase*. Rev. suisse Zool. 72: 161-172.
- SCHMIDT, W. J. 1958. *Handbuch der Histochemie Bd I, erster Teil*; 171-191. G. Fischer Verlag, Stuttgart.
-

N^o 40. **N. F. Goldsmith, H. Huggel and C. A. Bouvier.** —
The Effects of Norethynodrel with Mestranol (Enovid)
on Serum Cations and Blood Clotting in the Rat.¹
(With 2 text figures.)

Laboratoire d'Anatomie et Physiologie Comparées, Université de Genève
et Laboratoire d'Hémostase, Centre de Transfusion Sanguine, Hôpital
cantonal.

Women using norethynodrel with mestranol (Enovid) as an oral contraceptive have lower levels of serum magnesium and lower levels of urinary magnesium compared to other women (GOLD-SMITH, 1963 and 1966). There have been reports of thromboembolic disease among the populations of women using oral contraceptives (JORDAN, 1961; MCINTYRE, 1962; MINOGUE, 1963; REED, 1963; SCHATZ, 1964). We hypothesized that in the norethynodrel users the observed alteration in serum magnesium might be related to changes in blood clotting. We have tested this hypothesis by injecting Enovid into Sprague-Dawley rats.

METHODS

Eighteen adult female rats (*Meier, Le Vaud*) were received day -10. Their ears were clipped under light ether anesthesia day -4 and they were randomly assigned to metabolism cages, three animals to a cage. The animals were kept in a ground floor well-lighted room occupied also by laboratory personnel during the day. Injections were begun day 1. The animals were killed by exsanguination under ether anesthesia on day 3 and day 5.

The rats were divided into three groups of 6 animals each, including a non-injected control group, an oil group injected subcutaneously with 0.1 ml corn oil each day, and an Enovid group injected with 1 mg per kilogram Enovid in oil each day. The animals were given an ordinary laboratory chow (*E. Girard*)² with

¹ Supported by a grant of the Fonds National Suisse de la Recherche scientifique n^o 3065.

² For diet analyses, see note.

a magnesium to calcium ratio of 0.1. All animals were permitted to eat freely except that on day 4 the control groups were given only 10 grams per rat per day; tap water was given ad libitum.

Magnesium and calcium were assayed by atomic absorption spectrophotometry using 14.2 mM SrCl_2 (*Merck*) in 0.02 M perchloric acid as an anion suppressant (WILLIS, 1960). Spectro-

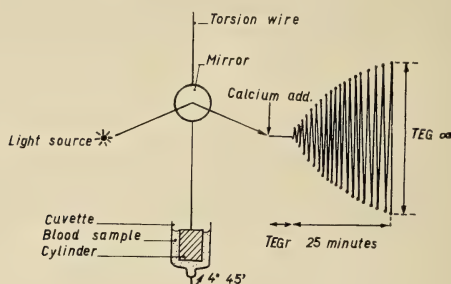


FIG. 1.

Diagram of the thromboelastogram (see text).

graphically pure magnesium metal and calcium carbonate (*Johnson and Matthey*) served as reference standards. Sodium and potassium were assayed by flame photometry using analytic grade standards (*Vaudaux, Binningen*). Sera were stored in glass vials at -30°C and were analyzed in duplicate. The coefficients of variation for the cation analyses of pooled human serum were less than 2.5 per cent.

The clotting tests included glass clotting time (LEE and WHITE, 1913), 1 stage prothrombin time (QUICK, 1942), platelet counts (LEUENBERGER and LORENZ, 1959), fibrinogen assay (CLAUSS, 1957) and two aspects of the thromboelastogram (VON KAULLA, 1962), TEG r and TEG α . The thromboelastogram (*Hartert*) records the elasticity of the blood clot as a function of time (figure 1). Citrated blood is placed in a plastic cuvette which rotates through an angle of $4^{\circ} 45'$. A steel cylinder attached by a torsion wire to a mirror is suspended in the blood. At time 0, calcium salts are added to the blood sample and a coupling reaction occurs between the cuvette and cylinder as the blood clot forms between them. Excursions of the cylinder are amplified and recorded as a parabola

on light sensitive paper. The elapsed time between the addition of calcium and the onset of coupling is the reaction time r . TEG r , comparable to the Howell recalcification time, is prolonged in hemophilias. TEG α is the amplitude in mm of the parabola 25 minutes after the beginning of coupling. Low values of TEG α can be correlated with low levels of fibrinogen or with few or defective platelets. High values for TEG α may indicate high fibrinogen levels and increased numbers of platelets and have been observed in some acute inflammatory states. The analyses were performed in randomized order, using double blind techniques in our two laboratories. Data were analyzed for significance using Student's t test and for Pearson correlation coefficients at the computer center of the University.

RESULTS

Figure 2 indicates the food consumption and body weight changes of the groups. On days 2 and 3 the Enovid group ate 10 grams per rat per day while the control groups ate 15 and 17 grams. The body weights for all groups showed a decrease after the anesthesia and minor surgery of day -4. After day 1 there was an acceleration of growth rate in the control groups while the Enovid group remained at preinjection levels (table 1).

TABLE 1.

Enovid Effect on Growth Rate (Mean \pm S. D.)

	gm/day/gm body weight in %	
	Day -3 to 0	Day 0 to 3
Control	1.54 \pm 0.7	2.05 \pm 0.5 *
Oil	1.24 \pm 1.4	2.35 \pm 0.6 **
Enovid	0.48 \pm 2.2	0.42 \pm 0.9

Mean values, 6 rats per group.

Probabilities compare Enovid with control groups.

* $p < 0.01$

** $p < 0.005$.

Table 2 shows some of the results. The probabilities compare the Enovid groups with the control groups. There was no significant difference in body weight between the groups at day 0 or

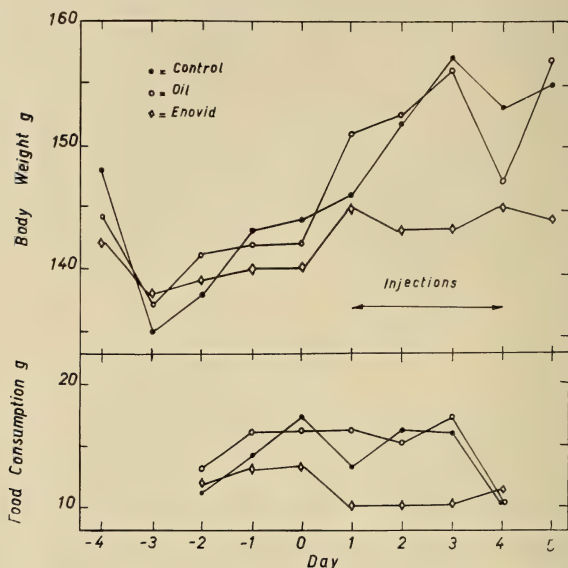


FIG. 2.

Food consumption and body weight changes in 6 non-injected control, 6 oil-injected and 6 Enovid-injected Sprague Dawley rats. Ears were clipped on day — 4. Daily injections were begun day 1. Three animals from each group were sacrificed in randomized order day 3 and day 5. After day 1, food consumption and body weights remained low in the Enovid group in contrast to control groups.

at sacrifice. There was no difference in mean values for time of death for any group. Thus any subsequent differences between the groups cannot be ascribed simply to differences in body weight or to time of day at sacrifice. The Enovid rats had slightly less serum calcium and significantly higher TEG α values than the control groups. There was a negative correlation between TEG α and serum calcium ($p < 0.03$) in the Enovid group. The glass clotting times and the prothrombin times indicate that the first phases of clotting were apparently not influenced by the experimental treatment.

TABLE 2.

Enovid Effects on Serum Cations and Clotting Tests (Mean \pm 1 S. D.)

	Control	Oil	Enovid
Body wt, day 0 (g)	144.3 \pm 16.2	144.5 \pm 11.6	140.9 \pm 12.6
Body wt Δ (g)	158.6 \pm 16.3	158.3 \pm 10.5	144.3 \pm 13.4
Time $\Delta\Delta$ (hr)	10.4 \pm 1.0	11.0 \pm 0.9	9.8 \pm 0.9
Magnesium (meq/l)	2.27 \pm 0.22	2.11 \pm 0.22	2.37 \pm 0.24
Calcium (meq/l)	5.69 \pm 0.27 *	5.62 \pm 0.20 *	5.34 \pm 0.20
Potassium (meq/l)	4.76 \pm 0.59	5.35 \pm 0.70	5.03 \pm 0.31
Sodium (meq/l)	130.7 \pm 2.8	130.6 \pm 2.0	128.6 \pm 6.4
Clotting time (min)	2.4 \pm 1.3	3.4 \pm 0.8	3.6 \pm 1.0
Prothrombin (sec)	19.2 \pm 0.3	19.4 \pm 0.4	20.2 \pm 0.9
TEG r (mm)	5.5 \pm 1.0	4.8 \pm 0.9	5.0 \pm 1.0
TEG α (mm)	52.1 \pm 3.9 **	50.3 \pm 3.0 ***	58.3 \pm 3.0

6 rats/group.

 Δ Body weight at death. $\Delta\Delta$ Time of death.

Probabilities compare Enovid with control groups.

* $p < 0.05$ ** $p < 0.025$ *** $p < 0.005$

We decided to examine the apparent relationship of serum calcium and TEG α by investigating as well platelet and fibrinogen changes. In this experiment the magnesium: calcium ratio of the diet (Girard granular) was doubled. The oil group was cage consumption fed, that is the oil group was permitted to eat

TABLE 3.

Enovid Effect on Fibrinogen mg/100 ml plasma.

N	Mean \pm 1 SD	p Δ
Control 5 *	160.0 \pm 7.9	< 0.01
Oil 6	163.3 \pm 20.4	< 0.05
Enovid 6	195.0 \pm 18.1	

 Δ Probabilities by comparison with Enovid group.

* One animal had a 14.7% weight loss in four days and those results are excluded.

only what the Enovid group had eaten the day before. On days 2 and 3 the Enovid group consumed 11 gm per rat per day while the non-injected control group ate 14 and 15 grams. The growth rate in the Enovid group was 0.82 per cent and in the control group 1.91 per cent ($p < 0.05$). Serum calcium, TEG α and blood platelet levels were not significantly different, but the Enovid group had higher levels of fibrinogen (table 3).

COMMENT

We interpret these results to indicate first, that the increased TEG α values in the first experiment were due to increased fibrinogen levels and not to platelet increases. Second, injection of the oil alone provoked no reaction. Third unspecified factors in the second diet masked the alteration in serum calcium, but not the fibrinogen change (see note). It is perhaps noteworthy that three out of four groups investigating blood clotting in women using oral contraceptives also found higher values for thromboelastographic amplitudes and fibrinogen compared with control groups (MARGULIS 1965; PHILLIPS 1961; BRAKMAN 1964; DONAYRE 1963).

The significant decrease in growth rate in the Enovid group observable after two injections seems to be associated with a decrease in food consumption. After two and four weeks of injections, the Enovid group continued to show decreased food consumption and growth rates. However the serum calcium and TEG α changes were early and transitory.

In summary, we can state that compared with control groups, the rats injected with norethynodrel with mestranol (Enovid) showed a decrease in food consumption, a decrease in growth rate, a decrease in serum calcium, an increase in the amplitude of the thromboelastogram and an increase in fibrinogen. These alterations should be looked for in other experimental tests of the gestagens.

The two diets, pellets (reground) and granular, differed in other aspects than the calcium content. Analyses by Afico, Lausanne, and Station fédérale d'essais agricoles, Liebefeld, indicate that the pellets had more protein, less fat and sugar as well as more calcium, phosphate and sulfate than the granular diet. Carob bean extract was used as a binder for the pellets.

RÉSUMÉ

Des rats Sprague-Dawley, femelles, de 140 g ont été injectés entre 2 et 4 jours avec de l'Enovid pour analyser les changements dans la concentration des cations sériques et l'influence sur la coagulation sanguine. Nous constatons que les rats injectés montraient, par rapport aux deux groupes de contrôle (injecté avec de l'huile de maïs seulement et sans injection) une diminution de la consommation alimentaire journalière, un ralentissement de la courbe de croissance, une diminution du taux de calcium sérique, une augmentation du fibrinogène et une augmentation de l'amplitude maximale du thromboelastogramme (TEG α). Les changements des valeurs du sérum-calcium et du TEG α étaient précoces et transitoires.

ZUSAMMENFASSUNG

Weibliche Sprague-Dawley Ratten von 140 g wurden zwischen 2 und 4 Tagen mit Enovid injiziert um die Veränderung der Blutkationen und der Blutkoagulation zu studieren. Wir stellen fest, dass die injizierten Ratten im Vergleich zu den 2 Kontrollen (injiziert mit Maisöl und ohne Injektion) ihre tägliche Nahrungsaufnahme vermindern, ihr Wachstum vermindern, ihren Serumkalzium-gehalt senken, ihren Fibrinogengehalt und die maximale Amplitude des Thromboelastograms (TEG α) erhöhen. Die Veränderungen des Serumkalziums und des TEG α waren frühzeitig und transitorisch.

BIBLIOGRAPHY

- BRAKMAN, P. and T. ASTRUP. 1964. *Effects of female hormones, used as oral contraceptives, on the fibrinolytic system in blood.* Lancet 2: 10-13.
- CLAUSS, A. 1957. *Gerinnungsphysiologische Schnellmethode zur Bestimmung des Fibrinogens.* Acta Haematol. 17: 237-296.
- DONAYRE, J. and G. PINCUS. 1965. *Effects of Enovid on blood clotting factors.* Metabolism 14: 418-421.
- GOLDSMITH, N. F. 1963. *Serum antihyaluronidase and serum magnesium during the menstrual cycle.* Thesis, University of California, Berkeley, 178 pages.

- GOLDSMITH, N. F. and GOLDSMITH, J. R. 1966. *Epidemiological aspects of magnesium and calcium metabolism. Implications of altered magnesium metabolism in women taking drugs for suppression of ovulation.* Arch. Env. Health 12: 609-619.
- JORDAN, W. M. 1961. *Pulmonary embolism.* Lancet 2: 1146.
- LEE, R. I. and P. D. WHITE. 1913. *A clinical study of the coagulation time of blood.* Amer. J. Med. Sci. 145: 495.
- LEUENBERGER, E. and E. LORENZ. 1959. *Methodik im klinischen Laboratorium.* Verlag Hallwag, Bern, p. 22.
- MCINTYRE, N., M. J. PHILLIPS and J. C. VOIGT. 1962. *Two cases of thromboembolic disease associated with oral contraceptives.* Brit. M. J. 2: 1029-1031.
- MARGULIS, R. R., J. L. AMBRUS, I. B. MINK and J. C. STRYKER. 1965. *Progestational agents and blood coagulation.* Am. J. Obst. & Gynec. 93: 161-166.
- MINOGUE, W. F., I. C. HALPERIN, J. SOLER-BECHARA, P. VARRIALE and F. B. FLOOD. 1963. *Norethynodrel and thromboembolism.* New Engl. J. Med. 268: 1037-1041.
- PHILLIPS, L. L., R. N. TURKSOY and A. L. SOUTHAM. 1961. *Influence of ovarian function on the fibrinolytic enzyme system II Influence of exogenous steroids.* Amer. J. Obstet. Gynec. 82: 1216-1220.
- QUICK, A. J. 1942. *The Hemorrhagic Diseases and the Physiology of Haemostasis.* C. C. Thomas, Springfield.
- REED, D. L. and W. W. COON. 1963. *Thromboembolism in patients receiving progestational drugs.* New Engl. J. Med. 269: 622-624.
- SCHATZ, I. J., R. F. SMITH, G. M. BRENNEMAN and G. C. BOWER. 1964. *Thromboembolic disease associated with norethynodrel.* J.A.M.A. 188: 493-495.
- SOBRERO, A. J., R. L. FENICHEL and H. O. SINGHER. 1963. *Effects of a progestin-estrogen preparation on blood coagulation mechanisms.* J.A.M.A. 185: 136-139.
- VON KAULLA, K. N. 1962. *Quantitative methods for recording blood coagulation* in L. M. TOCANTINS, ed. *Progress in Hematology* 3: 218-225.
- WILLIS, J. B. 1960. *The determination of metals in blood serum by atomic absorption spectroscopy II Magnesium.* Spectrochimica Acta 16: 273-278.
-

N° 14.	KIECHLE, Herbert und Hans BUCHNER. Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: V. <i>Dimorphismus und Bisexualität bei Asplanchna</i> . Mit 4 Textabbildungen	283-300
N° 15.	MISLIN, H. Experimenteller Nachweis der Beeinflussung des Elektrokardiogramms (EKG) dekapoder Krebse (<i>Astacus fluviatilis</i> F., <i>Astacus leptodactylus</i> E., <i>Carcinus maenas</i> L.) durch optische Reize (<i>Optocardialer Hemmreflex</i>). Mit 9 Textabbildungen	301-312
N° 16.	SAUTER, Willi. Was ist <i>Grapholita chavanneana</i> de la Harpe 1858 (<i>Lep. Tortricidae</i>) ? Mit 1 Textabbildung und 1 Tafel	313-320
N° 17.	STEINER, Hans. Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen. Kreuzungs ergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der <i>Spermestidae</i> . Mit 3 Abbildungen im Text	321-338
N° 18.	STERN, Curt. Pigmentation Mosaicism in Intersexes of <i>Drosophila</i> . With 5 figures	339-356
N° 19.	TARDENT, Pierre. Zur Sexualbiologie von <i>Hydra attenuata</i> (Pall.). Mit 8 Textabbildungen	357-382
N° 20.	WHITE, M.J.D. Further Studies on the Cytology and Distribution of the Australian Parthenogenetic Grasshopper, <i>Moraba virgo</i> . With 3 figures	383-398

Fascicule 3.

N° 21.	KRÄMER, A. Sichtmarkierung bei Gamsen und andern einheimischen Huftieren	400-407
N° 22.	KURT, Fred. Feldbeobachtungen und Versuche über das Revierverhalten der Rehböcke (<i>Capreolus capreolus</i> L.). Mit 4 Textabbildungen und einer Tabelle	408-421
N° 23.	SÄGESSER, H. Über den Einfluss der Höhe auf einige biologische Erscheinungen beim Reh (<i>Capreolus c. capreolus</i> und bei der Gemse (<i>Rupicapra r. rupicapra</i>). Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen	422-433
N° 24.	SCHLOETH, R. Verwandtschaftliche Beziehungen und Rudelbildung beim Rothirsch (<i>Cervus elaphus</i> L.). Mit einer Textabbildung	434-440
N° 25.	WANDELER, A. Ursachen der Nebennierenhypertrophie beim Reh (<i>Capreolus c. capreolus</i>). Vorläufige Mitteilung. Mit 2 Textabbildungen	441-446
N° 26.	NIEVERGELT, Bernhard. Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (<i>Capra ibex</i> L.). Mit 5 Tabellen	446-454
N° 27.	HUBER, W., U. GRAF und I. WANDELER. Zur Biometrie des Säugetierschwanzes (Vorläufige Mitteilung). Mit 14 Textabbildungen	455-467
N° 28.	TARDENT, P. und U. MORGENTHALER. Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei <i>Hydra attenuata</i> Pall. Mit einer Textabbildung und 3 Tabellen	468-480
N° 29.	TARDENT, Pierre. Experimente zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei <i>Hydra attenuata</i> (Pall.). Avec 3 figures dans le texte	481-492
N° 30.	GALLERA, J. Mise en évidence du rôle de l'ectoblaste dans la différenciation des somites chez les Oiseaux. Avec 5 figures dans le texte	492-503
N° 31.	HAUSER, R. und F. E. LEHMANN. Abhängigkeit der normogenetischen Regeneration der Schwanzspitze bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. von einem neurogenen Faktor im Liquor cerebrospinalis. Mit 4 Textabbildungen	503-511
N° 32.	SCHREURER, R. und M. LÜSCHER. Die phasenspezifische Eireifungskompetenz der Ovarien von <i>Leucophaea maderae</i> . Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle	511-516
N° 33.	WYSS-HUBER und M. LÜSCHER. Über die hormonale Beeinflussbarkeit der Proteinsynthese in vitro im Fettkörper von <i>Leucophaea maderae</i> (Insecta). Mit einer Textabbildung	517-521
N° 34.	BÉGUIN, François. Un intestin externe: la cuticule des cestodes et les structures qui lui sont associées. Avec 2 figures dans le texte	521-526
N° 35.	UEHLINGER, Verena. Description chez <i>Xenopus laevis</i> D. d'une mutation dominante « Serewy » (S), létale à l'état homozygote. Avec 3 figures dans le texte et un tableau	527-534
N° 36.	MISLIN, H. Zum Problem der Innervation und Erregungsausbreitung bei den aktiv pulsierenden Flughautvenen der Chiroptera <i>Pteropus vampyrus</i> und <i>Myotis myotis</i> . Mit 2 Textabbildungen und 10 Tabellen	534-547
N° 37.	MEYLAN, A. Données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores européens (Mamm.). Avec 12 figures et un tableau	548-558
N° 38.	WEBER, Rudolf. Über den Wirkungsmechanismus des Thyroxins in der Metamorphose der Amphibien. Mit 3 Textabbildungen	559-567
N° 39.	PERRET, M.-M., H.-J. HUGGEL et W. GEIGER. Développement du cœur embryonnaire de la truite: formation de fibres striées. Avec 2 planches hors texte	567-570
N° 40.	GOLDSMITH, N. F., H. HUGGEL und C. A. BOUVIER. The Effects of Norethynodrel with Mestranol (Enovid) on Serum Cations and Blood Clotting in the Rat. With 2 text figures	571-578

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.—
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 42.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÊTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 38.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.—
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÊTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MONTOD	» 68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie. — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches. Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

590.5494

Tome 73

Fascicule 4 (Nos 41-45)

Décembre 1966

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

MAURICE BEDOT
fondateur

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

EMILE DOTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

VILLY AELLEN
Sous-Directeur

HERMANN GISIN
Conservateur principal

et

EUGÈNE BINDER
Conservateur principal

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG
1966



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 73. En cours de publication

Fascicule 1.

	Pages
N° 1. AEBLI, Heinrich. Rassenunterschiede in Bezug auf Entwicklungsgeschwindigkeit und Geschlechtsdifferenzierung bei <i>Rana temporaria</i> in den Tälern des Kantons Glarus (Schweiz). Mit 6 Abbildungen und 10 Tabellen	1-36
N° 2. DUBOIS, Georges. Un Néodiplostome (Trematoda: Diplostomatidae) chez le Tamarin <i>Leontocebus nigricollis</i> (Spix). Avec 3 figures dans le texte	37-42
N° 3. GALLERA, J. et C. DICENTA. Renversement de l'axe dorso-ventral du nœud de Hensen dans la ligne primitive de l'embryon de Poulet. Avec 6 figures dans le texte	43-54
N° 4. HAUSERMANN, Walter. Untersuchungen zur Variabilität der Sex Ratio von <i>Planococcus citri</i> (Risso) (Coccoidea: Homoptera)	55-112
N° 5. PILLERI, G. Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins <i>Plantanista gangetica</i> . Mit 2 Textfiguren und 3 Tafeln	113-118
N° 6. AELLEN, V. Notes sur <i>Tadarida teniotis</i> (Raf.) (Mammalia, Chiroptera) — I. Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. Avec 5 figures dans le texte et 1 planche hors-texte	119-160
N° 7. PILLERI, G. Note on the brain anatomy of the humpback whale, <i>Megaptera novaengliae</i> . With 2 figures in the text and 3 plates	161-165

Fascicule 2.

ULRICH, Hans. Jakob Seiler zum 80. Geburtstag. Sein wissenschaftliches Werk	167-184
N° 8. BOURGOGNE, Jean. Un Eumeta nouveau de l'Angola (<i>Lep. Psychidae</i>). Avec 11 figures dans le texte	185-192
N° 9. BOVEY, Paul. Le problème des formes orange chez <i>Zygaena ephialtes</i> (L.). Avec 1 planche en couleurs hors texte	193-218
N° 10. CHEN, P. S., F. HANIMANN und C. ROEDER-GUANELLA. Phosphatester der Aminosäuren Serin und Tyrosin sowie des Äthanolamins in <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 4 Textabbildungen	219-228
N° 11. GLOOR, H. und H. R. KOBEL. <i>Antennapedia</i> (<i>ss^{Anp}</i>), eine homoeotische Mutante bei <i>Drosophila hydei</i> Sturtevant. Mit 4 Textfiguren und 1 Tafel	229-252
N° 12. HADORN, Ernst. Über eine Änderung musterbestimmender Qualitäten in einer Blastemkultur von <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 3 Textabbildungen	253-266
N° 13. HALKKA, Ritva and Olli HALKKA. Periodomorphosis of Intersexual Individuals in the Diplopod <i>Schizophyllum sabulosum</i> (L.). With 12 text figures	267-282
N° 14. KIECHLE, Herbert und Hans BUCHNER. Untersuchungen über die Variabilität der Rädertiere: V. <i>Dimorphismus und Bisexualität bei Asplanchna</i> . Mit 4 Textabbildungen	283-300
N° 15. MISLIN, H. Experimenteller Nachweis der Beeinflussung des Elektrokardiogramms (EKG) dekapoder Krebse (<i>Astacus fluviatilis</i> F., <i>Astacus leptodactylus</i> E., <i>Carcinus maenas</i> L.) durch optische Reize (<i>Optocardialer Hemmreflex</i>). Mit 9 Textabbildungen	301-312
N° 16. SAUTER, Willi. Was ist <i>Grapholita chavanneana</i> de la Harpe 1858 (<i>Lep. Tortricidae</i>) ? Mit 1 Textabbildung und 1 Tafel	313-320
N° 17. STEINER, Hans. Atavismen bei Artbastarden und ihre Bedeutung zur Feststellung von Verwandtschaftsbeziehungen. Kreuzungsergebnisse innerhalb der Singvogelfamilie der <i>Spermestidae</i> . Mit 3 Abbildungen im Text	321-338

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 105.—

Union postale Fr. 110.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Note sur un nouveau caryotype
dans le système chromosomique polymorphe
de *Mus (Leggada) minutoides musculoides*
Smith

par

Robert MATTHEY

Université de Lausanne: Institut de Biologie animale et de Zoologie

Avec 5 figures dans le texte

INTRODUCTION

En 1963 (Rev. suisse Zool., 70: 173-190), j'ai décrit les formules chromosomiques de onze *M. minutoides musculoides* Smith capturées au voisinage immédiat de l'Institut Pasteur de Bangui (République centrafricaine): nous avons affaire à une série robertsonienne dont le nombre fondamental (**N.F.** = nombre de bras chromosomiques principaux) était de 36, les nombres diploïdes de 34, 33, 32, 31, avec 0, 1, 2, 3 métacentriques. Des recherches ultérieures portant à 25 le total des sujets étudiés démontraient que le polymorphisme s'étendait au Ghana ($2N = 34$ et 32) et à la Côte d'Ivoire ($2N = 34$ et 32).

D'autre part, la sous-espèce typique, *M. minutoides minutoides* Smith d'Afrique du Sud, possède, ayant réalisé le maximum théoriquement possible de fusions centriques, un nombre diploïde de 18 pour un **N.F.** de 36 et l'on pouvait se demander si toutes les combinaisons robertsoniennes présentes dans le système *musculoides* décrit ci-dessus avaient été décelées. La seule occurrence d'individus à 31 chromosomes donnait à cette question un début de réponse



FIGS. 1-4.

Mus (Leggada) minutoides musculoides ♂

FIG. 1. — Division spermatogoniale.

FIG. 2. — Division somatique dans la rate.

FIG. 3. — Métaphase I.

FIG. 4. — Métaphase II.

1.800

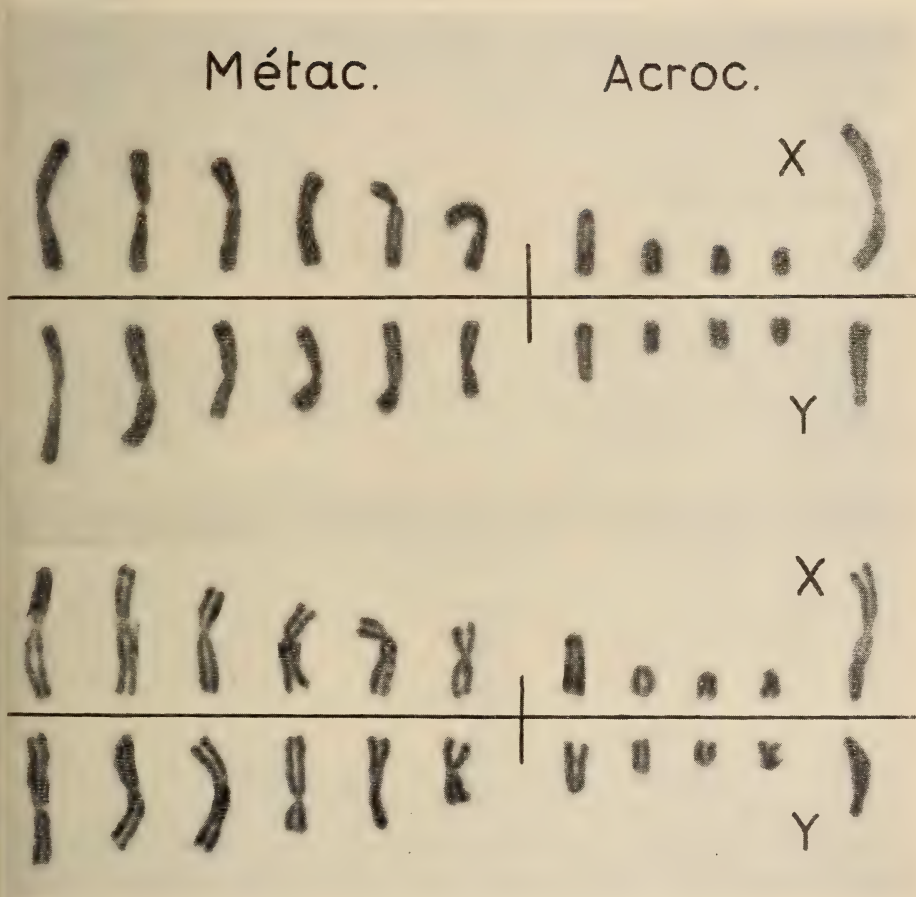


FIG. 5.
Caryogrammes des figures 1 et 2.
1.800

négative, puisque ces hétérozygotes ne pouvaient provenir que d'un croisement 32×30 , ce dernier chiffre n'ayant pas été rencontré.

J'ai reçu récemment de Bangassou (390 km à l'est de Bangui) une *Leggada* ♂ déterminée comme *musculoides* par le Dr F. Petter (Muséum national d'histoire naturelle de Paris) selon qui cet exemplaire unique ne se distingue en rien des 25 autres sujets appartenant au système polymorphe de cette sous-espèce. L'analyse caryologique révèle qu'entre les nombres $2N$ de 34, 33, 32, 31, (30) de *M. minutoides musculoides* et 18 de *M. minutoides minutoides*, des combinaisons intermédiaires existent, l'individu de Bangassou incarnant l'une d'entre elles.

DESCRIPTION

La figure 1 illustre une division spermatogoniale, la figure 2 une mitose somatique dans la rate. Ces deux divisions ont été utilisées pour l'établissement des caryogrammes de la figure 5 qui définissent clairement le caryotype.

Paires et X	$N^a + X = 1.000$	BL/BC
1	149,5	1
2	128,7	1,13
3	112,1	1,45
4	99,7	1,40
5	94,3	2,25
6	87,2	1,10
7	66,4	> 10
8	35,3	> 10
9	31,1	> 10
10	29	> 10
X	166,1	1,22
	$\Sigma = 999,4$	
	$2N^a + X + Y = 1.000$ $X = 86,5 \quad Y = 44,3$	

Il y a 22 chromosomes, soit six paires de métacentriques ou submétacentriques dont les indices centrométriques (**I.C.**) sont compris entre 0,3 et 0,5 et quatre paires d'acrocentriques avec **I.C.** plus grands que 0,1. Le chromosome **X** est métacentrique (**I.C.** =

0,45) et l'**Y** submétacentrique (**I.C.** = 0,2), soit de type **TR** (transloqué). Le **N.F.** est donc celui des autres *musculoides* étudiées, égal à 36. Le tableau 1 donne les longueurs relatives de ces chromosomes dont le plus long, en valeur absolue, mesure 10 μ , le plus petit 1,5 μ environ.

La figure 3 présente une métaphase I avec ses dix tétrades autosomiques et le complexe **XY** dont les constituants s'unissent par un chiasma. Les métaphases II (fig. 4) montrent clairement onze dyades, sept métacentriques, dont l'**X**, et quatre acrocentriques.

CONCLUSIONS

L'existence à une distance relativement faible de localités (Bangui, Boukoko) où *M. minutoides musculoides* est représenté par des individus à 34, 33, 32, 31, (30) chromosomes, d'une *Leggada* ayant à la fois, les mêmes caractères morphologiques, le même **N.F.** et le même type **TR** de chromosomes sexuels, mais un nombre diploïde de 22 seulement, autorise la supposition qu'une étude extensive révélerait la présence de toutes les combinaisons robertsoniennes possibles entre $2N = 36$ et $2N = 18$, le **N.F.** étant de 36. Dans le travail qui suit, l'intérêt de cette observation sera discuté dans le cadre de ma conception relative à la spéciation sympatrique.

SUMMARY

The polymorphic Robertsonian system of *Mus minutoides musculoides*, extending from the Ivory Coast to the Centrafrican Republic, consists of individuals with 34, 33, 32 and 31 chromosomes. A single specimen from Bangassou shows only 22 chromosomes but maintains the same fundamental number (**N.F.**) equal to 36 and the same type of sex-chromosomes. Owing to the fact that the typical subspecies, *Mus minutoides minutoides*, has 18 metacentric chromosomes, the pigmy-mouse from Bangassou appears as a transition thus making it possible to expect that all chromosome-complements between 36 (= **N.F.**) and 18 (= **N.F.**/2) might be found after more extensive reserach. This observation is of importance for the author's hypothesis of a sympatric speciation.

ZUSAMMENFASSUNG

Von der Elfenbeinküste bis in die Zentralafrikanische Republik, herrscht in den Populationen von *Mus minutoides musculoides* ein chromosomaler Polymorphismus entsprechend dem Gesetz von Robertson. Bei gleicher Anzahl von Chromosomenarmen (**N.F.** = 36), zeigen die Mäuse 34, 33, 32 oder 31 Chromosomen. Ein Männchen von Bangassou hat nur 22 Chromosomen behält aber eine **N.F.** von 36 und den gleichen Typ von Sexchromosomen wie die vorigen. Andererseits, in einer zweiten Unterart, *Mus minutoides minutoides*, gibt es nur 18 Chromosomen und die **N.F.** bleibt unverändert. Da liegt die Vermutung nahe, dass alle Chromosomenkomplemente zwischen $2N = 36$ (**N.F.**) und $2N = 18$ (**N.F.**/2) in dieser Art Vorhanden sein könnten. Diese Feststellung ist wichtig im Zusammenhang mit der Hypothese des Verfassers über die Möglichkeit einer sympatrischen Artbildung.

Le polymorphisme chromosomique
des *Mus* africains du sous-genre *Leggada*.
Révision générale
portant sur l'analyse de 213 individus.

par

Robert MATTHEY

Université de Lausanne: Institut de Biologie animale et de Zoologie

Avec 4 figures dans le texte

SOMMAIRE

Introduction	586
Spéciation et évolution chromosomique. Les données du problème	587
Matériel étudié	589
Les chromosomes sexuels. Description et interprétation	593
Les mutations portant sur les chromosomes sexuels en tant que facteurs de spéciation par isolement reproductif .	598
Les systèmes polymorphes. Fusions/fissions et inversions péricentriques	600
Conclusions	605
Auteurs cités	606

INTRODUCTION

A une première étude d'ensemble englobant 105 spécimens (1964*b*), il est nécessaire, ce nombre étant actuellement de 213, d'apporter des compléments et certaines rectifications. L'accumulation des faits a été si rapide (MATTHEY, 1963*a* et *b*, 1964*a* et *b*, 1965*a* et *b*, 1966*a*, *b*, *d*) que leur exposé n'a pu éviter quelques erreurs, les unes m'étant pleinement imputables, d'autres étant de nature typographique, d'autres enfin dues à des informations géographiques erronées d'un correspondant africain. La plus importante, parmi celles de la première catégorie, concerne la forme de *Leggada* dénommée *ssp*₂ (1964*a*, pp. 173 et 181; 1964*b*, pp. 661, 662, 663) qui n'est pas différente cytologiquement des *Mus minutoides musculoides* à 34 chromosomes. Le nombre $2N = 32$, avancé pour cette forme de Sterkfontein est donc à supprimer. Une *Leggada* de Boukoko a été tout d'abord rattachée à *Mus minutoides ssp*₁ (1964*a*, pp. 178, 179) dont j'avais décrit la formule chromosomique chez de nombreux exemplaires du Congo: après un nouvel examen, le Dr F. Petter estime qu'il s'agit plus probablement d'un *Mus setulosus* juv.

Relativement à l'information géographique, le texte original doit être rétabli (1964*a*, p. 182): « Deelfontein (zone semi-désertique du Karoo), localité située à 380 km de Kirkwood en direction nord-ouest », ce qui implique la suppression de l'erratum: « localité située à 20 km de Kirkwood en direction sud-est ». Cette correction sera reportée sur la carte de la page 664 (1964*b*).

Au point de vue typographique, une seconde épreuve que j'avais réclamée ne m'a pas été livrée (1965*b*, p. 166) ce qui ne m'a pas rendu possible de corriger une première évaluation évidemment erronée de la fréquence des homozygotes pour une inversion péricentrique chez *Mus minutoides minutoides*.

La révision précédente (1964*b*) était destinée, de par le caractère de la revue où elle fut publiée, à des lecteurs scientifiques non spécialisés en biologie, à plus forte raison en cytologie chromosomique. Elle comportait donc un cadre général d'explications introduisant le sujet. Cette nouvelle révision peut se passer de cet appareil didactique: l'exposé des idées directrices sera suivi d'un rappel des faits observés et des conclusions qui en découlent.

SPÉCIATION ET ÉVOLUTION CHROMOSOMIQUES. LES DONNEES DU PROBLÈME

1. Chez les Mammifères, unique objet de cet exposé, il existe de nombreux taxons où la spéciation ne s'est pas accompagnée de mutation chromosomiques décelables au microscope optique, délétions, translocations, inversions péricentriques, fusions/fissions. C'est ainsi que douze espèces de *Felidae* ont le même caryotype ($2N = 38$), deux seulement un nombre diploïde de 36. Les douze espèces de *Macacus* étudiées ont 42 chromosomes. Ceci nous prouve que les grandes mutations chromosomiques ne sont pas indispensables et que la spéciation repose ici sur la triade mutation-sélection-isolément, ce dernier essentiellement géographique, conformément à la conception classique de la spéciation allopatrique telle qu'elle a été développée par MAYR (1963).

2. La seconde situation est probablement plus fréquente: les différentes espèces d'un genre ont des caryotypes différents qui peuvent être classés en une série « robertsonienne »: le nombre fondamental (**N.F.** = nombre de bras principaux) est le même ou presque le même pour toutes les espèces et ces dernières sont caractérisées par n'importe quel nombre diploïde pair compris entre **N.F.** (tous les chromosomes acrocentriques) et $\frac{\text{N.F.}}{2}$

(tous les chromosomes métacentriques). Cette situation schématique se présente précisément chez les *Leggada*. Lorsque le **N.F.** diffère légèrement en passant d'une espèce à une autre, ces fluctuations s'expliquent surtout par l'intervention d'inversions péricentriques dont j'ai démontré l'existence chez les *Leggada* (1964a) et les *Mastomys* (1966c) et dont l'importance apparaît prépondérante chez les *Peromyscus* (Hsu et ARRIGHI, 1966): un centromère primitivement médian passant en position terminale, le **N.F.** sera diminué de 2 si la mutation est à l'état homozygote.

3. La fusion ($2I \rightarrow 1V$) apparaît comme beaucoup plus fréquente que la fission ($1V \rightarrow 2I$), ce qui est conforme aux idées théoriques sur

le mécanisme du processus. Il s'ensuit que, dans une série robertsonienne, l'évolution chromosomique est d'autant plus avancée que le nombre de V est plus grand et le nombre diploïde plus petit.

La fréquence élevée de ces séries robertsoniennes pose le problème d'une relation causale éventuelle entre les processus de fusion/fission, d'une part, de la spéciation, d'autre part.

WHITE (1959) admet une phase initiale de diversification des espèces, phase de polymorphisme chromosomique au cours de laquelle l'isolement aurait pu s'établir entre porteurs de formules chromosomiques différentes, en absence d'un avantage sélectif des hétérozygotes, condition généralement imposée au maintien d'un système polymorphe équilibré (WALLACE, 1959). Je montrerai que c'est dans cet état historique de polymorphisme postulé par White que se trouvent actuellement de nombreuses populations de *Leggada* africaines qui nous offrent ainsi l'image d'un groupe en pleine crise de spéciation, alors que les autres genres de *Muridae*, cette dénomination étant prise dans son sens « européen » (*Muridae* = *Murinae*, *Cricetinae*, *Gerbillinae*, *Microtinae*, plus quelques sous-familles numériquement peu importantes), ont, selon les données dont nous disposons, actuellement dépassé ce stade primitif. Il paraît cependant possible que les *Mastomys* (Matthey, 1966c) et les *Acomys* (MATTHEY, 1963c) se situent à un stade intermédiaire entre celui des *Leggada* et celui d'une spéciation achevée.

4. Cette hypothèse est corroborée par les difficultés que présente l'étude taxonomique des *Leggada*: si l'existence de trois groupes d'espèces, *minutoides*, *tenellus*, *bufo-triton* est généralement admise, la distinction des espèces et des sous-espèces est des plus malaisée. PETTER (1963) a donné un excellent résumé de la situation: « Leurs caractéristiques sont si mal définies qu'il est difficile de reconnaître le nombre réel d'espèces que cache la pluralité des descriptions ». C'est là exactement ce que l'on peut attendre dans un ensemble en voie de spéciation: si l'on peut déceler un facteur d'isolement reproductif dont des mutations chromosomiques soient responsables, au sein d'une population polymorphe, et si cet isolement est relativement récent, les isolats auront encore des « pools » génétiques très semblables ne différant que par un nombre encore peu élevé de mutations géniques ne modifiant que faiblement le phénotype. Pelage, crâne et denture, soit les principaux carac-

tères utilisés en Taxonomie classique, pourront fort bien avoir échappé à l'impact de ces mutations.

La dénomination des *Leggada* étudiées posait donc un problème à mon collaborateur, le Dr F. Petter (Muséum national d'histoire naturelle, Paris), éminent spécialiste des Rongeurs d'Afrique. La solution adoptée provisoirement a été la suivante: l'attribution à l'un des trois groupes d'espèces ne présente pas de difficulté majeure. Si le sujet a été capturé dans la même région qu'une forme décrite et si ses caractères correspondent à la description, la probabilité que le dit sujet appartienne à cette forme semble assez élevée pour que le nom donné à celle-ci soit adopté.

Lorsque tel n'est pas le cas, le nom spécifique se rapportant au groupe d'espèce a été, dans mes travaux précédents, complété par les lettres *ssp* suivies d'un chiffre, par exemple, *Mus (Leggada) minutoides ssp.*₃ Il me semble préférable de remplacer *ssp* (sous-espèce) par *f.c.* (formule chromosomique), car le polymorphisme chromosomique régnant à l'intérieur de certaines sous-espèces démontre que des formules chromosomiques différentes se rencontrent chez des individus d'une même sous-espèce et ne peuvent donc servir à caractériser cette dernière. Il n'est donc pas exclu que le nombre de taxons soit finalement plus petit que celui suggéré par la numérotation utilisée.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Le tableau 1 donne les noms et les pays d'origine des 213 exemplaires étudiés. La carte de la figure 2 situe les localités aux environs desquelles les captures ont été faites.

TABLEAU 1.

<i>Mus (Leggada) tenellus</i> Th.	
Ghana	6 (4 ♂♂/ 2 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) minutoides indutus</i> Th.	
South-Africa	12 (8 ♂♂/ 4 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) minutoides minutoides</i> Smith	
South-Africa	23 (13 ♂♂/10 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) minutoides bellus</i> Th.	
Tanzania	1 (1 ♂)

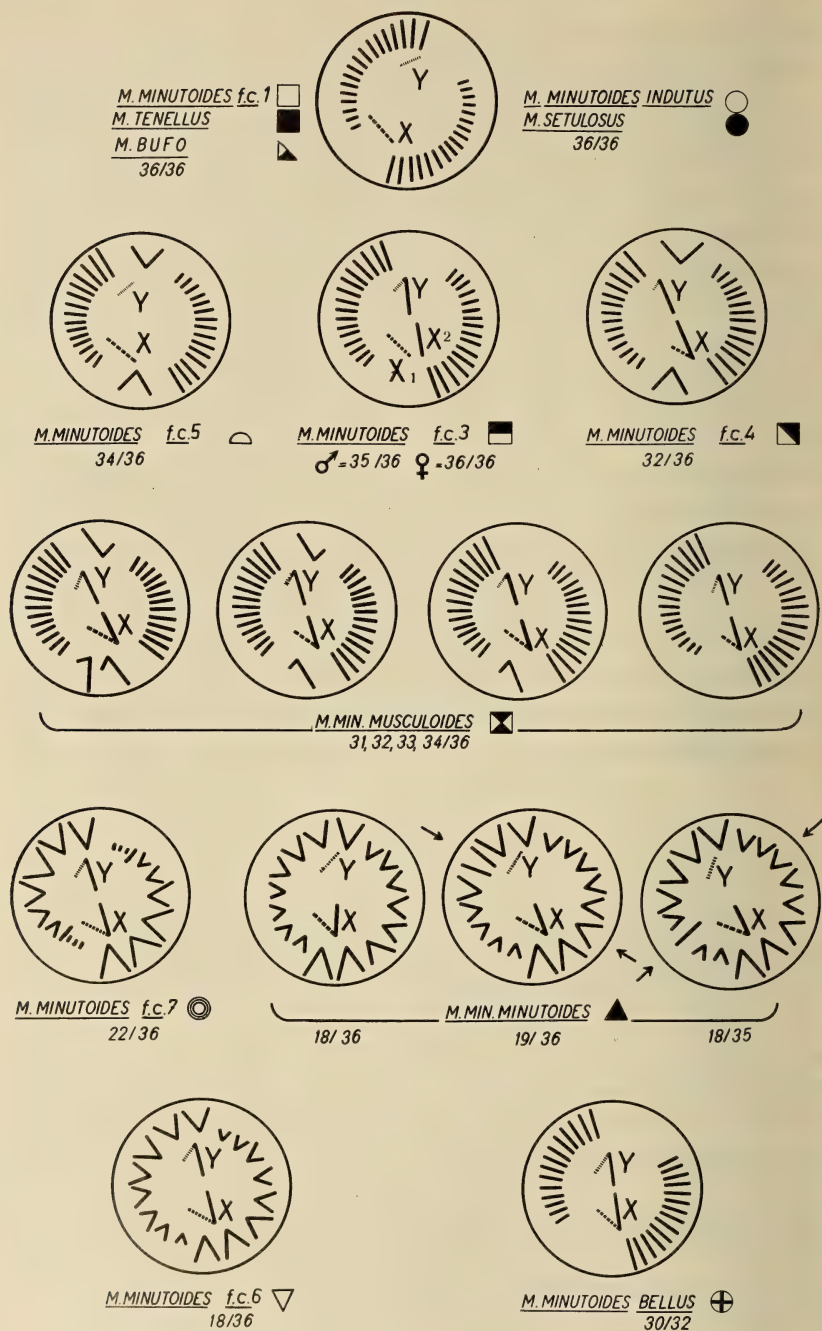


FIG. 1.

Schémas des divers caryotypes chez les *Leggada* du groupe *minutoides*. Les autosomes sont disposés en deux demi-couronnes, les homologues aux extrémités d'un même diamètre. Les chromosomes sexuels occupent une position centrale. Les noms sont suivis d'un signe conventionnel, reporté sur la carte de la fig. 2, et d'une fraction dont le numérateur est égal au nombre diploïde, le dénominateur au nombre fondamental (N.F.) de la femelle (2X). Les flèches désignent, chez les hétérozygotes, les composants autosomiques correspondant à une paire.

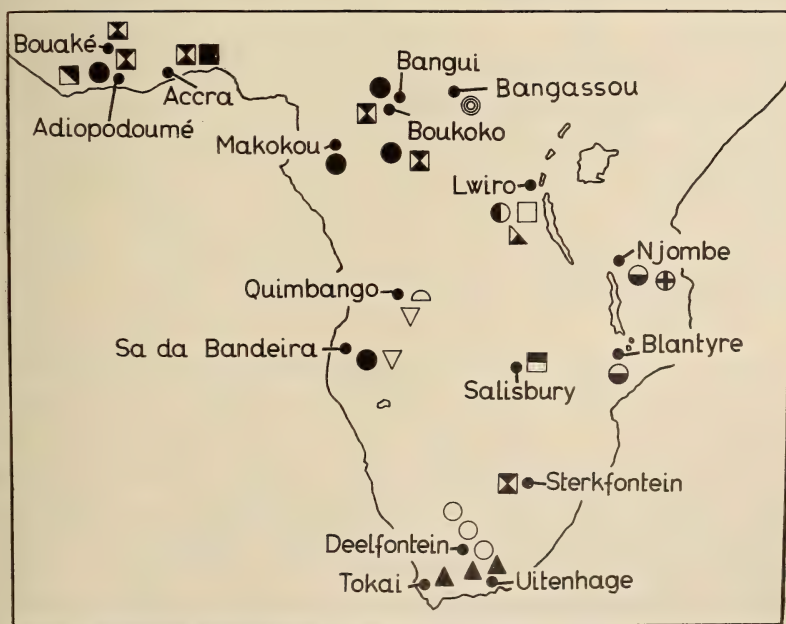
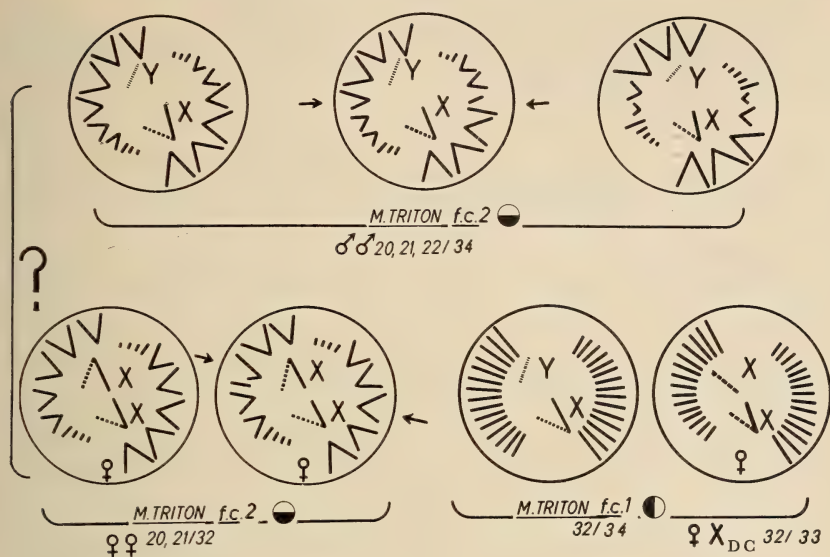


FIG. 2.

Schémas des divers caryotypes chez les *Leggada* du groupe *triton* et carte donnant la provenance des 213 sujets étudiés.

<i>Mus (Leggada) minutoides musculoides</i> Temm.	
Côte d'Ivoire	12 (7 ♂♂/ 5 ♀♀)
République centrafricaine	15 (8 ♂♂/ 7 ♀♀)
South-Africa (Sterkfontein)	1 (1 ♂)
Ghana	2 (2 ♀♀)
Total	30 (16 ♂♂/14 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) minutoides f.c. 1</i>	
République démocratique du Congo	39 (28 ♂♂/11 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) minutoides f.c. 3</i>	
South-Rhodesia	19 (6 ♂♂/13 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) minutoides f.c. 4</i>	
Côte d'Ivoire	1 (1 ♂)
<i>Mus (Leggada) minutoides f.c. 5</i>	
Angola	3 (2 ♂♂/ 1 ♀)
<i>Mus (Leggada) f.c. 6</i>	
Angola	5 (2 ♂♂/ 3 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) f.c. 7</i>	
République centrafricaine	1 (1 ♂)
<i>Mus (Leggada) setulosus</i> Peters	
Côte d'Ivoire	11 (7 ♂♂/ 4 ♀♀)
République centrafricaine	10 (9 ♂♂/ 1 ♀)
Gabon	2 (2 ♂♂)
Total	23 (18 ♂♂/ 5 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) triton</i> Th. f.c. 1	
République démocratique du Congo	39 (18 ♂♂/21 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) triton</i> Th. f.c. 2	
Tanzania	5 (3 ♂♂/ 2 ♀♀)
Malawi	1 (1 ♀)
Total	6 (3 ♂♂/ 3 ♀♀)
<i>Mus (Leggada) bufo</i> Th.	
République démocratique du Congo	5 (4 ♂♂/ 1 ♀)
Total général	213 (125 ♂♂/88 ♀♀)

Les figures 1 et 2 illustrent les divers caryotypes et le lecteur aura par la suite constamment à s'y reporter. Les chiffres des tableaux 1 et 2 montrent que, pour chaque station, je n'ai obtenu que très peu d'animaux, ce qui interdit toute conclusion précise d'ordre statistique: en particulier, la *sex-ratio* (125 ♂♂, 88 ♀♀) ne doit pas être considérée comme aberrante mais bien comme trahissant vraisemblablement une plus grande activité des mâles et

une existence plus cachée des femelles. Il est évident qu'il serait hautement désirable d'obtenir un matériel plus abondant.

LES CHROMOSOMES SEXUELS. DESCRIPTION ET INTERPRÉTATION

Je commencerai par signaler deux cas posant des problèmes dont la solution demeure en suspens.

1) Des trente *musculoides* étudiés (16 ♂♂, 14 ♀♀), provenant de diverses régions (cf. tableau 1), sept mâles et cinq femelles ont été capturés en Côte-d'Ivoire. D'entre ces femelles, trois, identiques à ce point de vue à celles originaires d'autres contrées de l'Afrique, possèdent les deux chromosomes **X** métacentriques caractéristiques de cette sous-espèce. Mais deux autres ne montrent qu'un seul **X** métacentrique, le second présentant une délétion de l'un des chromosomes sexuels qui transforme celui-ci en un submétacentrique (**I.C.** = $\sim 0,26$), l'un des bras ayant perdu les quatre septièmes de sa longueur normale (MATTHEY, 1966f). Il est curieux de constater cette délétion chez deux des cinq femelles de Côte-d'Ivoire, ce qui semble impliquer une fréquence assez élevée. Mais, si tel est le cas, on devrait s'attendre à rencontrer des femelles homozygotes pour cette délétion et des mâles où elle se manifesterait. Or, de telles rencontres n'ont pas été faites. Le nombre d'individus est trop faible pour qu'une conclusion puisse être tirée alors que le second cas, fondé sur un échantillon statistiquement significatif, va reposer le même problème.

2) Des environs de Lwiro (République démocratique du Congo), j'ai obtenu et étudié trente-neuf *triton f.c. 1* (18 ♂♂, 21 ♀♀) (MATTHEY, 1965b, 1966b). Les dix-huit mâles (**X-Y**) ont un **X** submétacentrique (**I.C.** = $\sim 0,35$) et onze femelles deux **X** du même type. Les dix autres femelles ne possèdent qu'un seul **X** « normal », le second présentant une délétion totale du bras court (**X_{dc}**), ce qui le transforme en un acrocentrique de longueur égale à celle du bras long d'un **X** « normal ». Si l'analyse d'un premier échantillon (1965b) formé de cinq mâles **X-Y**, de trois femelles **X-X** et de quatre femelles **X-X_{dc}** ne permettait pas d'exclure, encore que la probabilité d'un

tel système fût déjà faible, l'hypothèse d'une population constituée de femelles $\mathbf{X-X}$ (4/9), $\mathbf{X-X_{dc}}$ (4/9), $\mathbf{X_{dc-X_{dc}}$ (1/9) et de mâles $\mathbf{X-Y}$ (2/3), $\mathbf{X_{dc-Y}}$ (1/3), l'absence dans l'échantillon actuel de femelles homozygotes $\mathbf{X_{dc-X_{dc}}$ et de mâles $\mathbf{X_{dc-Y}}$ est statistiquement largement garantie.

Mais ceci signifie que ces deux dernières combinaisons sont létales. Comment comprendre alors le maintien du chromosome $\mathbf{X_{dc}}$ dans la population d'où il devrait disparaître en peu de générations ? Il semble assez certain que la mutation n'est pas apportée par un gamète mais doit être qualifiée de postzygotique. Cependant sa présence chez la moitié des femelles parle en faveur d'une base génétique actuellement incompréhensible.

Nous rencontrerons (cf. page 602) un problème analogue mais relatif cette fois à l'hétérozygotie d'une inversion péricentrique portant sur l'un des chromosomes d'une paire autosomique: le nombre d'exemplaires de *Mus minutoides minutoides* est ici de vingt-trois (13 ♂♂, 10 ♀♀). Six femelles sont dotées d'une paire hétéromorphe, la paire VI par ordre de longueur, comprenant un acrocentrique extrême et un métacentrique, tous deux de dimensions égales. Quatre femelles et les treize mâles montrent deux métacentriques comme constituants de ce couple.

L'échantillon, plus petit que le précédent, semble lui être comparable, la moitié des femelles étant porteuses de la mutation à l'état hétérozygote, la moitié des femelles et tous les mâles en étant exempts.

Abstraction faite des deux cas exposés ci-dessus, il existe quatre types de chromosomes sexuels chez les *Leggada*.

a) L' \mathbf{X} et l' \mathbf{Y} sont très semblables à ceux d'une Souris domestique: tous deux sont acrocentriques, l' \mathbf{X} ayant une longueur égale ou légèrement supérieure à celle des plus longs autosomes acrocentriques, l' \mathbf{Y} à celle des plus petits. A la métaphase I, l' \mathbf{X} et l' \mathbf{Y} ne sont pas unis par un chiasma.

b) L' \mathbf{X} est métacentrique, l' \mathbf{Y} submétacentrique. L'un des bras de chacun de ces chromosomes sexuels a une longueur approximativement égale à celle de l' \mathbf{X} et de l' \mathbf{Y} du premier type.

Les dimensions du second bras sont les mêmes pour l' \mathbf{X} et l' \mathbf{Y} . Et ce sont ces bras qui, à la métaphase I, sont unis par un chiasma typique.

c) L'Y étant submétacentrique comme dans le type *b*, il y a deux X acrocentriques, l'un semblable à l'X de type *a* (X_1). Le second

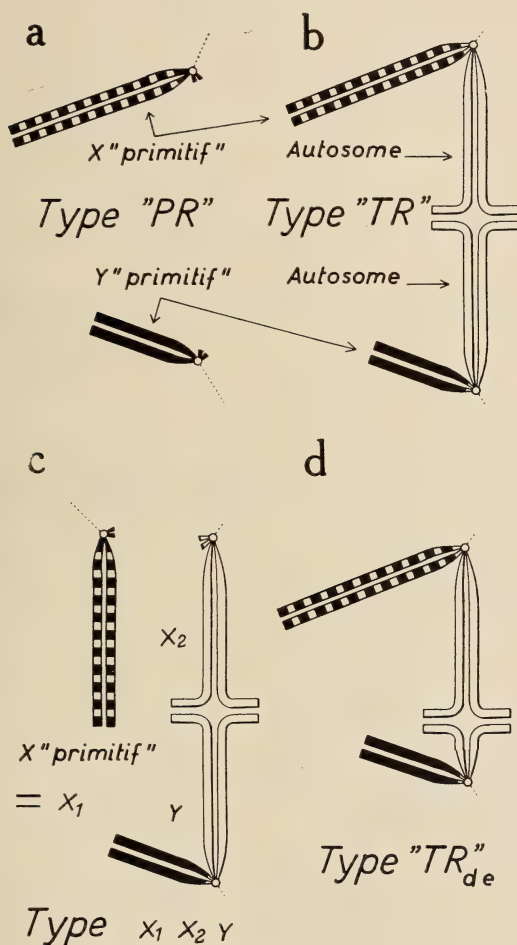


FIG. 3.

Schémas des types de chromosomes sexuels chez les *Leggada* au début de l'anaphase I. (D'après MATTHEY, 1964*b*, 1965*a*).

X (X_2) s'unit à la métaphase I à l'Y par un chiasma et doit donc être homologué au bras de l'X qui, dans le type *b*, présente une liaison de même nature avec l'Y.

d) Les bras de l'**X** et de l'**Y**, unis à la métaphase I par un chiasma, sont de longueur différente, celui de l'**Y** étant très court.

Interprétation. — Dès 1958 j'ai formulé l'hypothèse que le type *b* dérivait du type *a* par translocation de l'**X** et de l'**Y** sur les chromosomes d'une paire autosomique, ceux-ci fournissant les segments nécessaires à la formation d'un chiasma. J'ai nommé le type primitif **PR** (fig. 3a), le type transloqué **TR** (fig. 3b). Cette hypothèse est amplement confirmée par les faits suivants:

1. Le **N.F.** de 36, caractéristique du groupe *minutoides* est le même (♀) que nous ayons affaire à des *Leggada* **PR** ou **TR**.

2. Chez les *Leggada* **TR**, l'**X** est beaucoup plus long que chez les **PR**, ce que montre le tableau 2.

TABLEAU 2.

	Longueur relative de l' X , la somme, longueur de N autosomes plus longueur d'un X ($N_a + X$), étant égale à 1.000
Type primitif (PR)	
<i>M. minutoides</i> f.c. 1	82,8
<i>M. minutoides</i> f.c. 5	87,9
<i>M. minutoides indutus</i>	83,8
<i>M. setulosus</i>	76,4
<i>M. tenellus</i>	84,2
Type transloqué (TR)	
<i>M. minutoides</i> f.c. 4	113,8 115,3 141,8. $M = 123,6$
<i>M. minutoides</i> f.c. 6	152,8 156,6 156,8 172. $M = 159,5$
<i>M. minutoides</i> f.c. 7	166,1
<i>M. minutoides minutoides</i>	151,3 176,6. $M = 163,6$
<i>M. minutoides musculoides</i>	154 174,2 177,7. $M = 168,6$
<i>M. minutoides bellus</i>	146,8
<i>M. triton</i> f.c. 1	130,4
<i>M. triton</i> f.c. 2	140 146 162. $M = 149,3$

Les mensurations, pour le type **PR**, sont comprises entre 76,4 et 87,9 la moyenne étant de 83. Pour le type **TR**, les mesures vont de 113,8 à 177,7 avec une moyenne de 151,9. On remarquera que, chez un même animal (*M. minutoides* f.c. 6), on obtient les valeurs extrêmes 152,8 et 172, ces écarts étant dus essentiellement à l'asynchronie qui existe entre la spiralisation de l'**X** à la métaphase (stade auquel les mesures sont prises) et celle des autosomes. Le rapport des

moyennes est de 151,9/83, soit 1,82 et ceci correspond bien à l'aspect de l'**X** (**TR**) dont les deux bras sont sensiblement égaux.

3. Une confirmation supplémentaire de l'hypothèse résulte de l'existence de la formule $\mathbf{X}_1 \mathbf{X}_2/\mathbf{Y}$ chez *M. minutoides* f.c. 3 (fig. 3c). Nous sommes en présence d'un stade évolutif qui s'intercale tout naturellement entre ceux qu'illustre la figure 2a et b. La translocation d'un **Y** (**PR**) sur un autosome est réalisée alors que l'**X** (**PR**) et l'homologue de cet autosome sont encore indépendants. On conçoit que l'union de ces deux derniers éléments par une translation nouvelle sera facilitée par l'approximation des trois chromosomes au cours de la prophase méiotique.

4. Si la figure 3d pose un problème dont la solution est moins évidente, l'analyse du cas confirme encore notre hypothèse: dans les divisions diploïdes, l'**Y** est apparemment de type **PR**. Mais, à la métaphase I, il est uni à l'**X** (**TR**) par un chiasma révélant, chez cet **Y**, un bras court de nature autosomique. Il est donc logique d'admettre que le segment autosomique antérieurement transloqué a subi une délétion intéressant toute sa région moyenne (type **Y** (**TR_{de}**)). Qu'il en soit bien ainsi est confirmé par les observations suivantes: dans le groupe *minutoides*, le **N.F.** est de 36 dans les deux sexes, chez les trois formes à chromosomes sexuels **PR**, ce qui est également le cas pour *M. tenellus* et *M. setulosus* (fig. 1). Chez *M. minutoides minutoides*, à chromosome **Y** (**TR_{de}**), le **N.F.** est apparemment abaissé à 35. Ce bras manquant est en réalité représenté par le bras court dont l'existence, dès la métaphase I, se révèle par sa contribution nécessairement autosomique à un chiasma l'unissant à l'**X**.

Dans le groupe *bufo-triton* où le **N.F.** est de 34 (♀), ce **N.F.** s'abaisse à 33 chez les mâles de *M. triton* f.c.1 et f.c.2 où un bras court capable de collaborer à l'établissement d'un chiasma se démasque à la métaphase I.

Qu'à la suite d'une délétion intercalaire un **Y** (**TR_{de}**) reprenne l'aspect d'un **Y** (**PR**) dans les divisions diploïdes est une interprétation que confirme encore la comparaison entre *M. minutoides minutoides* d'Afrique du Sud et *M. minutoides* f.c.6 d'Angola (MATTHEY, 1966d). Toutes deux ont la même formule: $2\mathbf{N} = 18$. Le **N.F.** de la femelle est (fig. 1). de 36 dans les deux formes, de 36 chez le mâle de *M. minutoides* f.c.6, de 35 chez le mâle de *M.*

minutoides minutoides. Ceci, parce que l'**Y** de la forme *f.c.6* est **TR**, celui de la forme sud-africaine **TR_{de}**. Que cette dernière ait dérivé de la précédente par délétion intercalaire semble évident.

LES MUTATIONS PORTANT SUR LES CHROMOSOMES SEXUELS EN TANT QUE FACTEURS D'ISOLEMENT

L'examen de la carte de la figure 2 montre que dans toutes les stations dont j'ai obtenu plus que une ou deux *Leggada* (l'exception de Salisbury n'est qu'apparente car les 19 spécimens étudiés avaient été élevés en captivité à partir d'un couple unique), plusieurs formes appartenant au groupe *minutoides* sont sympatriques.

Nous trouvons en effet: Côte d'Ivoire — *M. minutoides f.c.4* et *M. minutoides musculoides*. République centrafricaine — *M. minutoides musculoides* et *M. minutoides f.c.7*. Angola. *M. minutoides f.c.5* et *M. minutoides f.c.6*. Afrique du Sud. *M. minutoides minutoides* et *M. minutoides indutus*. Cette coexistence peut naturellement s'expliquer par l'occupation d'une même région par deux espèces ou sous-espèces distinctes provenant de deux aires géographiques antérieurement disjointes. Les deux cas suivants me semblent susceptibles d'une autre interprétation.

1. J'ai reçu de la région de Kirkwood, localité située au nord de Uitenhage et à 40 km de cette ville, six exemplaires de *M. minutoides indutus* et sept de *M. minutoides*. La première de ces souris a la formule: $2N = 36$, **N.F.** = 36, chromosomes sexuels **PR**; chez la seconde, nous trouvons: $2N = 18$, **N.F.** = 36 (♀) et 35 (♂ **Y (TR_{de})**). Or, la distinction de ces deux formes est très délicate selon les critères de la Taxonomie classique. Ce n'est qu'après une étude très minutieuse que le Dr Petter a découvert un caractère discriminatif généralement valable, soit le contour de la première molaire supérieure. On peut supposer que Kirkwood est le point de rencontre de deux espèces, *M. minutoides indutus* semblant s'avancer à partir de la zone semi-désertique du Karoo en direction ouest-est, *M. minutoides minutoides* procédant en direction sud-nord. A cette interprétation, j'ai proposé de substituer la suivante (1964b): « il existe une zone à laquelle appartient Kirkwood et où un système polymorphe est en voie de dislocation, donnant naissance à deux

formes dont la valeur est celles de *species in statu nascendi*. Voici les arguments que l'on peut avancer en faveur de cette hypothèse: (1) il existe une relation robertsonienne typique entre *M. minutoides minutoides* et *M. m. indutus* qui sont les homozygotes extrêmes d'un système 36/18. (2) Les chromosomes sexuels sont de type **PR** chez *M. indutus*, **TR** chez *M. minutoides minutoides*. Il est concevable que les croisements entre individus **PR** et **TR** soient stériles d'où résulte la scission sympatrique en deux groupes d'une communauté de reproduction ancienne. (3) L'existence d'hétérozygotes à 19 chromosomes chez *M. minutoides minutoides*, impliquant celle d'homozygotes à 20, serait une relique du système polymorphe antérieur qui, à un moment donné de son évolution, devait être constitué de sujets dotés de toutes les formules possibles de 18 à 36. (4) Les faibles différences morphologiques qui existent entre les deux formes semblent être une preuve que, après que l'interstérilité s'est établie, ne sont encore apparues que peu de mutations géniques dont l'effet phénotypique est très peu marqué. »

2. Plus démonstratif encore me semble le cas des *minutoides* provenant de l'Angola (fig. 1 et 2, Tableau 1): j'ai reçu de ce pays trois exemplaires (2♂♂, 1♀) de *M. minutoides f.c.5* et cinq spécimens (2♂♂, 3♀♀) de *M. minutoides f.c.6*. L'étude de ce matériel — évidemment restreint — n'a pas permis au Dr Petter de trouver la moindre différence morphologique entre ces deux *Leggada* dont les formules chromosomiques n'ont pourtant qu'un seul point commun, le **N.F.** de 36. *M. minutoides f.c.5* possède 30 autosomes acrocentriques, deux grands autosomes métacentriques et des chromosomes sexuels **PR**. *M. minutoides f.c.6* a 16 autosomes métacentriques et des chromosomes sexuels **TR**. Des deux formes, cette dernière est chromosomiquement la plus évoluée puisqu'elle a accumulé le nombre maximum de fusions centriques théoriquement possible ($2N = \text{N.F.}$)

2

alors que *M. minutoides f.c.5* ne présente que deux **V** issus d'une seule fusion centrique initiale et que ses chromosomes sexuels sont demeurés de type **PR**. En absence de tout caractère différenciel, ne devons-nous pas voir, ici encore, que, dans une population primitive, le passage de **PR** à **TR** a été la cause d'un isolement reproductif à la suite duquel les deux fractions de cette population ont chromosomiquement évolué de manières distinctes tout en

conservant des génotypes fondamentalement identiques mais que des mutations géniques vont peu à peu diversifier jusqu'au stade d'une spéciation complète?

Cette conception exige l'existence de ces systèmes polymorphes postulés par WHITE (1959) comme un stade préliminaire à la spéciation, stade dans lequel nous trouvons l'explication des relations robertsoniennes entre les diverses espèces d'un genre. Or, ce sont précisément des systèmes de ce type que j'ai découvert chez les *Leggada*.

LES SYSTÈMES POLYMORPHES. FUSIONS/FISSIONS ET INVERSIONS PÉRICENTRIQUES

Les figures 1 et 2 illustrent les trois systèmes polymorphes découverts.

1. *M. minutoides musculoides* — Le tableau 3 donne la situation actuelle, le sujet à 22 chromosomes de Bangassou (*f.c.* 7) devant très probablement être rattaché à ce système.

TABLEAU 3.

Provenance	Nombre diploïde				
	34	33	32	31	22
Côte d'Ivoire	7		5		
République centrafricaine					
Bangui, Boukoko	5	7	1	2	
Bangassou.					1
Ghana	1		1		
Afrique du Sud, Sterkfontein	1				

Le **N.F.** de 36 est constant et rappelons que les détenteurs de formules chromosomiques différentes coexistent dans une même et petite population: c'est ainsi que onze individus capturés dans le jardin de l'Institut Pasteur de Bangui présentaient les nombres diploïdes de 34 (4 sujets), 33 (4 sujets), 32 (1 sujet) et 31 (2 sujets). Ces derniers, hétérozygotes, ne peuvent que résulter d'un croisement 32×30 , ce dernier nombre n'ayant pas encore été observé. Nous

avons donc une aire très vaste (côte d'Ivoire, Ghana, République centrafricaine) où se manifeste un polymorphisme robertsonien absolument schématique, le nombre des autosomes métacentriques passant de 0 ($2N = 34$) à 1 ($2N = 33$), 2 ($2N = 32$) et 3 ($2N = 31$).

Comme nous connaissons des *Leggada* (*M. minutoides minutoides* et *M. minutoides f.c.6*) à 18 chromosomes métacentriques, cette formule impliquant la réalisation de toutes les fusions centriques théoriquement possibles, il est permis de se demander si le petit « échantillon » de 25 spécimens a démasqué toutes les combinaisons présentes dans la zone de distribution de *M. minutoides musculoides*. L'absence d'individus à 30 chromosomes dont l'existence ne saurait faire de doute est un début de réponse négative à cette question. Et voici qu'au début de 1966, une *Leggada* reçue de Bangassou (localité sise à 390 km à l'est de Bangui) et que le Dr Petter considère comme une *musculoides* typique, vient ajouter une branche nouvelle à l'éventail robertsonien: le **N.F.** étant de 36 et les chromosomes sexuels **TR**, le nombre diploïde tombe à 22, en raison de la présence de 12 autosomes métacentriques (MATTHEY, 1966e).

Au sein de ce système, les fusions centriques aboutissent à la formation de chromosomes submétacentriques, soit à la réunion d'un grand et d'un petit autosome (Rapport Bras long/Bras court ou **BL/BC** voisin de 3,4. Indice centrométrique ou **I.C.** de 0,22 environ). Un individu de Côte d'Ivoire (fig. 1, *f.c.4*) possède deux grands autosomes métacentriques (**BL/BC** = 1,1. **I.C.** = 0,46) indiquant que des fusions centriques ont pu apparaître entre éléments de deux grandes paires d'autosomes acrocentriques, ce que nous avait déjà montré *M. minutoides f.c.5*. L'individu en question ne différant pas des autres *musculoides*, il est possible qu'il soit le représentant d'une seconde série polymorphe.

2. *M. minutoides minutoides* — Cette forme d'Afrique du Sud a, comme nous l'avons vu, 16 autosomes métacentriques, un **X (TR)** et un **Y (Tr_{de})**. Parmi les 23 exemplaires examinés, 2 étaient hétérozygotes pour une fusion centrique survenue entre deux grands autosomes, de telle sorte que le métacentrique résultant à une longueur qui le situe à la suite des deux premières paires autosomiques (MATTHEY, 1964a). Cet individu doit être issu d'un croisement 18×20 , cette dernière formule n'ayant pas été observée directement.

D'autre part, sur ces 23 *minutoides* (13 ♂♂, 10 ♀♀), 6 femelles présentent une inversion péricentrique à l'état hétérozygote, cette inversion intéressant la sixième paire, par ordre de longueur. L'analyse montre que la fréquence plus grande de cette inversion chez la femelle que chez le mâle est statistiquement quasi assurée sans qu'il soit possible de dénier son existence dans ce dernier sexe. Remarquons que la démonstration d'un tel type d'inversion, première observation de ce genre chez un Mammifère, abaisse le **N.F.** à 35 chez nos hétérozygotes et l'amènerait à 34 chez des homozygotes dont la présence au sein de la population étudiée n'a pas été constatée bien que logiquement certaine. Or, ce **N.F.** de 34 est caractéristique dans le groupe *bufo-triton*.

3. *M. triton* — La formule la plus primitive (*M. triton f.c.1*) a été mise en évidence chez les trente-neuf exemplaires de Lwiro (18 ♂♂, 21 ♀♀). Elle comporte 32 chromosomes, avec un **N.F.** de 34, les chromosomes **X** étant de type **TR**. Cette population semble donc assez homogène, abstraction faite du cas des femelles présentant une délétion totale du bras court de l'un des **X** (**X_{dc}**) dont il a été question plus haut. Il n'est pas possible de conjecturer si, cette mutation devenue homozygote, elle pourrait être à l'origine d'une scission de la population en deux groupes isolés.

Avec *M. triton f.c.2*, nous avons affaire à un système polymorphe très compliqué et dont les six exemplaires étudiés ne permettent de présenter qu'un tableau certainement incomplet.

Les trois mâles ont, pour un **N.F.** de 34, des nombres diploïdes qui sont respectivement de 20, 21 et 22 (**X** (**TR**), **Y** (**TR_{de}**). Les individus à 22 chromosomes ont dix autosomes métacentriques, ceux à 20 en ont douze et l'hétérozygote à 21 en possède onze, l'hétérozygotie portant sur la paire IV. Donc une série robertsonienne normale. Or, il se trouve que l'unique femelle de Blantyre, comme les deux femelles de Njombé, ne correspondent pas aux mâles dont elles diffèrent tout d'abord par un **N.F.** de 32, au lieu de 34.

La femelle de Blantyre montre, outre ses deux **X** métacentriques, 10 autosomes métacentriques et 8 acrocentriques. Le nombre **2N** est donc de 20, alors que, chez les mâles ayant le même nombre de chromosomes, il y a 12 métacentriques et 6 acrocentriques. La comparaison des caryotypes autorise l'hypothèse d'une inversion péri-centrique portant sur les chromosomes de la paire VI. Exami-

nons en effet (Tableau 4) la longueur des constituants du caryotype chez un mâle *f.c.2* et chez cette femelle de Blantyre, tous deux ayant 20 chromosomes.

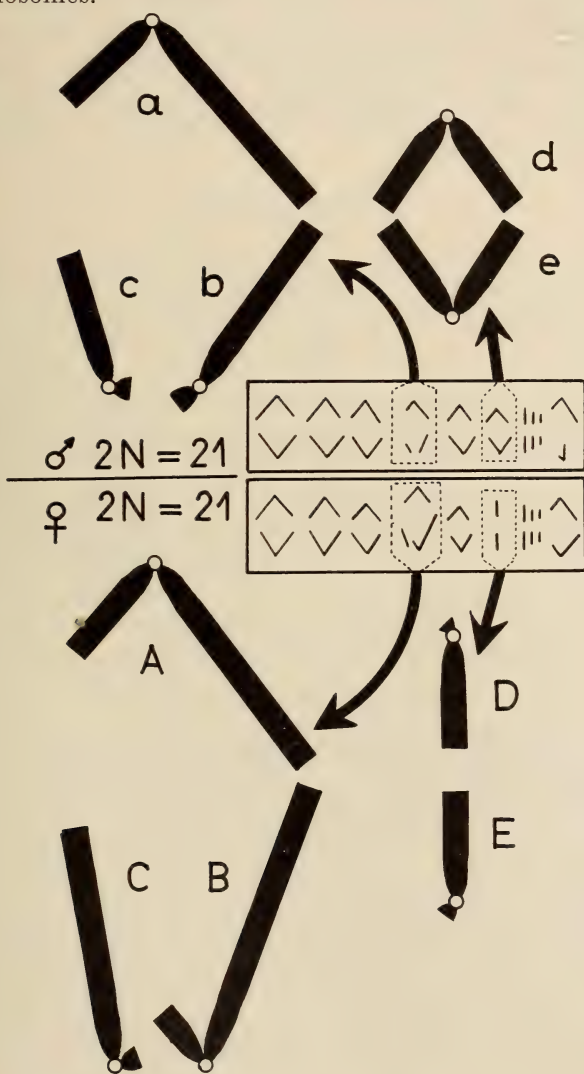


FIG. 4.

Comparaison des ♀♀ et des ♂♂ à 21 chromosomes chez *Mus (Leggada) triton f.c.2*. De part et d'autre d'une ligne horizontale, sont représentés les caryotypes schématisés. Les éléments correspondant aux paires IV et VI ont des dimensions différentes montrant que le matériel constituant l'un des bras des chromosomes **d** et **e** (♂) a été transloqué et réparti entre les chromosomes **C** et **B** (♀). (D'après MATTHEY, 1963b).

L'hypothèse est vraisemblable car la moyenne des deux métacentriques de la paire VI (σ) est égale aux 84/995 d'un génome $N^a + X$ alors que, pour la femelle de Blantyre, cette fraction est de 93/995. Compte tenu de l'inévitable imprécision des mesures, on peut considérer ces deux rapports comme égaux: la paire VI, acrocentrique chez la femelle, métacentrique chez le mâle, est formée de chromosomes ayant la même longueur.

TABLEAU 4.

σ f.c.2 - $2N = 20$				φ f.c.2 (Blantyre) - $2N = 20$			
<i>Paires</i>							
767	I	159	}	Métacentriques	W152	}	716
	II	149			W128		
	III	142			W121		
	IV	135			W121		
	V	98			W101		
88	VI	84	}	Acrocentriques	W 93	}	119
	VII	34			W 45		
	VIII	28			W 38		
	IX	26			W 36		
Chrom. X		140			160		
$\Sigma N^a + X = 995$				$\Sigma N^a + X = 995$			

Les deux femelles de Njombé ont la même formule: $2N = 21$. La figure 4 permet de comparer à ces femelles les mâles de provenance identique dont les nombres diploïdes respectifs sont 20, 21 et 22. Le caryotype du mâle à 21 chromosomes manifeste l'hétérozygotie de la paire IV et la métacentrie de la paire VI. Cette dernière est acrocentrique chez la femelle et la longueur des chromosomes qui la composent est la moitié de celle mesurée chez le mâle. Ce déficit, correspondant à un bras de chaque chromosome de la paire VI du mâle, est compensée par une augmentation de taille des deux acrocentriques représentant les homologues du métacentrique unique de la paire IV. J'ai montré (1963b) par des mesures répétées que chaque chromosome acrocentrique a reçu par translocation l'équivalent d'un bras des métacentriques de la paire VI du mâle. Cette double translocation, impossible à reconstituer dans le détail semble avoir exigé six ruptures au moins.

L'évidence de translocations répétées est manifeste si nous considérons, pour terminer cette revue, le cas de *M. bellus* dont j'ai étudié un mâle de Njombé: bien que les chromosomes sexuels **TR** soient les seuls métacentriques du caryotype, le **N.F.** est de 32 seulement, le nombre diploïde étant de 30. Par ces caractères, *M. bellus* apparaît très isolé dans le groupe *minutoides* auquel il est généralement attaché.

CONCLUSIONS

1. Les relations robertsoniennes entre espèces congénériques s'expliquent par la dislocation d'un système polymorphe ancien, selon la suggestion de WHITE (1959).

2. Le mécanisme d'un isolement reproductif au sein d'un tel système apparaît, dans le cas des *Leggada*, lié à des mutations chromosomiques affectant les chromosomes sexuels. Sur 213 individus examinés, il n'en a pas été trouvé un seul qui puisse être considéré comme un hybride entre *Leggada* possédant des chromosomes sexuels de types différents (**PR** et **TR**).

3. Le stade de spéciation atteint actuellement par les *Leggada* semble correspondre à la fin de la phase de polymorphisme initial postulée par WHITE. Des formules chromosomiques très différentes se rencontrent chez des *Leggada* qui, selon les critères de la Taxonomie, ne peuvent être distinguées. Ce fait s'explique par un isolement récent, le génotype de chacune des fractions isolées n'ayant encore subi que peu de mutations décelables phénotypiquement.

4. Il semble probable que la plupart des autres genres de *Muridae* ont dépassé ce stade dont l'analyse démontre que, dans certains cas tout au moins, une spéciation sympatrique peut se produire.

SUMMARY

In this general and critical review of his previous publications on the cytogenetics of *Mus* belonging to the sub-genus *Leggada*, the authors gives a full discussion of his hypothesis on sympatric speciation resting on reproductive isolation inside a population

through chromosomal mutations bearing on the sex-chromosomes. This idea rests upon the chromosomal analysis of 213 specimens.

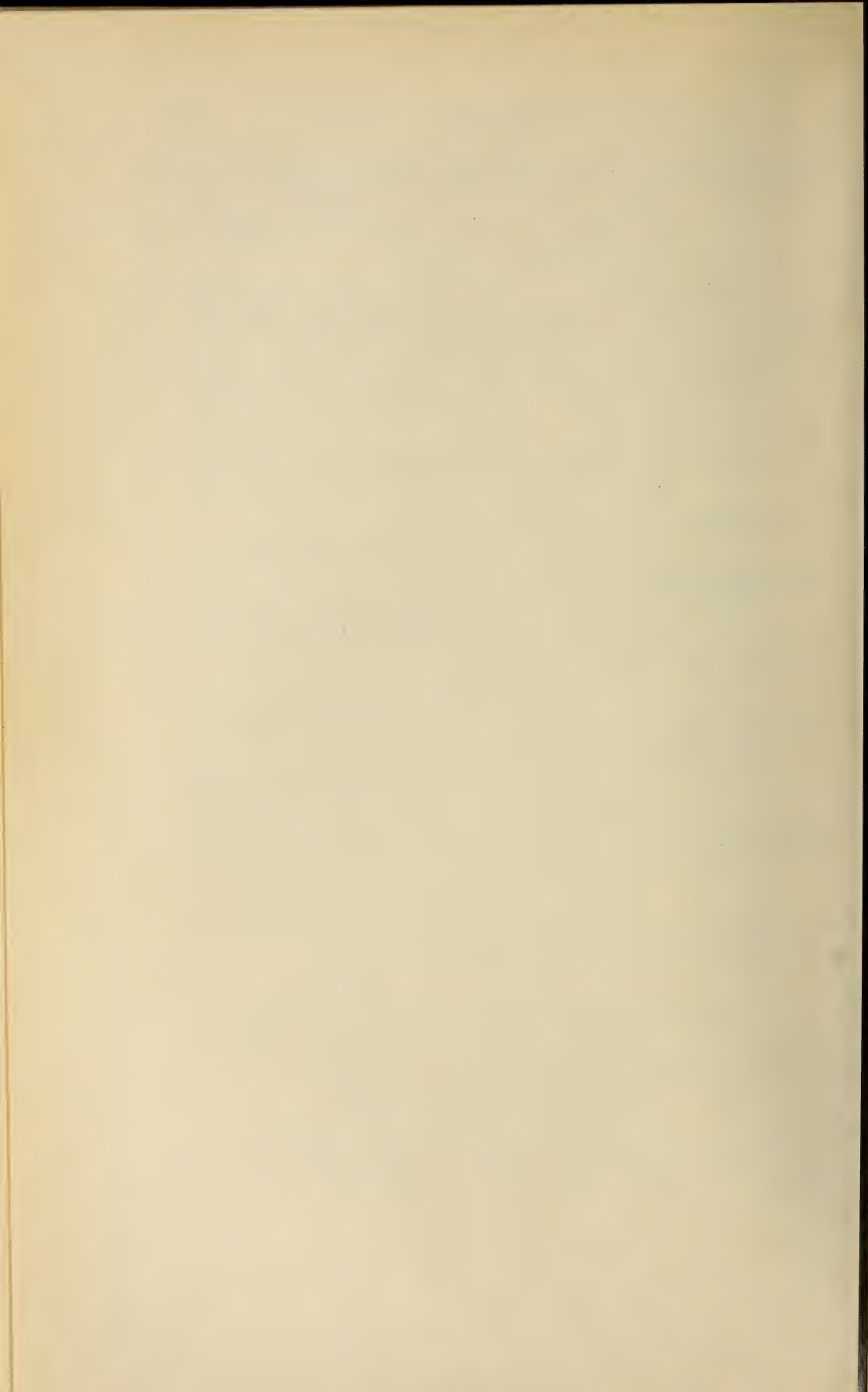
ZUSAMMENFASSUNG

In dieser allgemeinen und kritischen Darstellung seiner eigenen Arbeiten über die Cytogenetik von *Mus* der Untergattung *Leggada*, diskutiert der Verfasser eingehend seine Hypothese betreffend der Möglichkeit einer sympatrischen Artentstehung in einer Population durch reproduktive Isolierung, welche durch Mutationen in den Sex-Chromosomen verursacht werden. 213 *Leggada* sind untersucht worden.

AUTEURS CITÉS

- HSU, T. C. and F. E. ARRIGHI. 1966. *Chromosomal evolution in the genus Peromyscus (Cricetidae, Rodentia)*. Cytogenetics 5: 355-359.
- MATTHEY, R. 1963a. *Polymorphisme chromosomique intraspécifique chez un Mammifère, Leggada minutoides Smith (Rodentia-Muridae)*. Rev. suisse Zool. 70: 173-190.
- 1963b. *Cytologie comparée et polymorphisme chromosomique chez des Mus africains appartenant aux groupes bufo-triton et minutoides (Mammalia-Rodentia)*. Cytogenetics 2: 290-322.
- 1963c. *Polymorphisme chromosomique intraspécifique et intra-individuel chez Acomys minous Bate (Mammalia-Rodentia-Muridae)*. Etude cytologique des hybrides *Acomys minous* ♂ *Acomys cahirinus* ♀. Le mécanisme des fusions centriques. Chromosoma 14: 468-497.
- 1964a. *La signification des mutations chromosomiques dans les processus de spéciation. Etude cytogénétique du sous-genre Leggada Gray (Mammalia-Muridae)*. Arch. Biol. 75: 169-206.
- 1964b. *Evolution chromosomique et spéciation chez les Mus du sous-genre Leggada Gray 1837*. Experientia 20: 657-665.
- 1965a. *Un type nouveau de chromosomes sexuels multiples chez une Souris africaine du groupe Mus (Leggada) minutoides (Mammalia-Rodentia)*. Mâle: $X_1 X_2/Y$. Femelle: $X_1 X_2/X_1 X_2$. Chromosoma 16: 351-364.
- 1965b. *Cytogénétique des Mus africains du sous-genre Leggada. Etude de 35 exemplaires provenant de l'Afrique du Sud, de la Côte d'Ivoire et du Gabon*. Caryologia 18: 161-179,

- MATTHEY, R. 1966a. *Présence dans une population congolaise de Mus (Leggada) triton Th. de femelles hétérozygotes pour une délétion caractérisée par la suppression du bras court de l'un des chromosomes X métacentriques*. Zeitschr. Vererbungslehre 97: 361-369.
- 1966b. *Cytogénétique des Leggada* — 1) *La formule chromosomique de Mus (Leggada) bufo Th.* 2) *Nouvelles données sur la délétion portant sur le bras court d'un X chez Mus (Leggada) triton Th.* Experientia, sous presse.
- 1966c. *Une inversion péricentrique à l'origine d'un polymorphisme chromosomique non-robertsonien dans une population de Mastomys (Rodentia-Murinae)*. Chromosoma 18: 188-200.
- 1966d. *Cytologie comparée de Mus (Leggada) minutoides minutoides Smith d'Afrique du Sud et d'une forme voisine de l'Angola*. Genetica 37: 171-180.
- 1966e. *Note sur un nouveau caryotype dans le système polymorphe de Mus (Leggada) minutoides musculoides Smith*. Rev. suisse Zool., 73: 579-584.
- 1966f. *Etude de deux femelles hétérozygotes pour une délétion partielle portant sur un bras du chromosome X chez Mus (Leggada) minutoides musculoides Temm.* Cytogenetics, sous presse.
- MAYR, E. 1963. *Animal species and evolution*. Harvard Univ. Press. Cambridge.
- PETTER, F. 1963. *Contribution à la connaissance des souris africaines*. Mammalia 27: 602-607.
- WALLACE, B. 1959. *The influence of genetic systems on the geographical distribution*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24: 193-204.
- WHITE, M. J. D. 1959. *Speciation in animals*. Austral. Journ. Sc. 22: 32-39.
-



Prüfung der mnestischen Leistungsfähigkeit bei Tauben¹

von

H. ZEIER

Aus dem Institut für Hirnforschung der Universität Zürich

EINLEITUNG

In früheren Untersuchungen (ZEIER, 1966) wurde ein relativ anspruchsvolles Lernprogramm für Tauben entwickelt, das sich zur Prüfung gewisser Aspekte der Gedächtnisfunktion eignet. Es handelt sich dabei um das Absolvieren von Picksequenzen, welche im Sinne von KOEHLER (1955) als „sukzessives Abhandeln einer Anzahl“ aufgefasst und — gemäss einer etwas weitergefassten Interpretation — wohl auch als Vorstufe des „Zählvorgangs“ bezeichnet werden dürfen.

Das Lernprogramm für die Tauben bestand darin, erstens zwischen zwei Reizsignalen (1 bzw. 0, im Sinne eines binären Systems) zu unterscheiden und zu wählen (durch Schnabelhiebe angezeigt) und zweitens, eine vorausbestimmte Sequenz solcher binärer Entscheidungen zu treffen. Die Anzahl war dadurch eindeutig definiert, dass nach n gleichsinnigen Entscheidungen das gegensinnige Reizsignal gewählt werden musste. Je nach der Grösse von n ergaben sich folgende Stufen mit zunehmenden Anforderungen an die Leistungsfähigkeit:

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung wissenschaftlicher Forschung (Nr. 3434) und der Stiftung Volkswagenwerk.

Stufe 1: 1 0
Stufe 2: 1 1 0
Stufe 3: 1 1 1 0
Stufe n: n mal 1 0

Das Lernziel einer Stufe wurde erreicht, wenn das Versuchstier innerhalb von 10 Versuchstagen ein Kriterium von „75% Richtig“ erfüllte. Die unterste Stufe, auf der eine Taube dieses Lernziel nicht mehr erreichte, wurde als Leistungsgrenze ihres sequentiellen Lernvermögens bezeichnet.

Die vorliegenden 2 Versuchsreihen dienen der Prüfung der Retention von Binärsequenzen nach mehrmonatigen Versuchspausen.

Die erste Reihe bezieht sich auf die Wiedergabe von Durchschnittsleistungen („Zählen bis auf Drei“), die zweite Reihe untersucht das Erinnerungsvermögen von Spitzenleistungen („Zählen bis auf Sieben“). Als Kriterium der Retention wird die Steilheit der Wiedernlern-Kurve benützt. Dieser Test vermag zwar zwischen Speichermöglichkeit und Erinnerungsvermögen ebenso wenig zu differenzieren wie alle andern heute gebräuchlichen Gedächtnisprüfungen; er hat aber den Vorteil der relativ grossen Empfindlichkeit.

METHODIK

1. *Versuchstiere*: Als Versuchstiere dienten 21 rassenreine Strasser Tauben (*Columba livia*) beiderlei Geschlechts ohne frühere Versuchserfahrung. Ihr Alter lag bei Beginn dieser Untersuchungen zwischen 1 und 3 Jahren. Während der Dauer der Versuche wurden sie in Einzelkäfigen auf 80% ($\pm 5\%$) des Gewichtes gehalten, welches sie bei freier Fütterung erreichten. Die Tiere befanden sich demnach in einem latenten Hungerzustand und gingen darauf aus, die in den Versuchen gebotene Möglichkeit der Futterbeschaffung auszunützen.

2. *Versuchsanordnung* (SKINNER, 1957): Die Versuche wurden mit Hilfe eines Lehrgerätes (ZEIER, 1966) durchgeführt, welches aus einem abgeschlossenen Käfig, Steuer- und Registriereinheiten besteht. An der Stirnwand des Versuchskäfigs (Abb. 1) befinden sich ein rot und ein blau beleuchtbares Scheibchen, welche über

Relais Impulse auslösen, wenn die Taube daran pickt. Jede Sequenz beginnt mit dem Aufleuchten der beiden Reizsignale. Die Taube reagiert darauf mit Schnabelhieben gegen die Scheibchen. Die Reizsignale verschwinden nach richtiger Antwortreihenfolge oder sobald die Taube von der vorgeschriebenen Sequenz abweicht. Im ersten Falle wird der Taube zur Belohnung 3 Sec. lang eine Schale mit Futter vorgesetzt, im zweiten Falle wird anstelle der Belohnung eine Pause von 6 Sekunden eingeschaltet (völlige Dunkelheit im Versuchskäfig), bis die Reizsignale zur nächsten

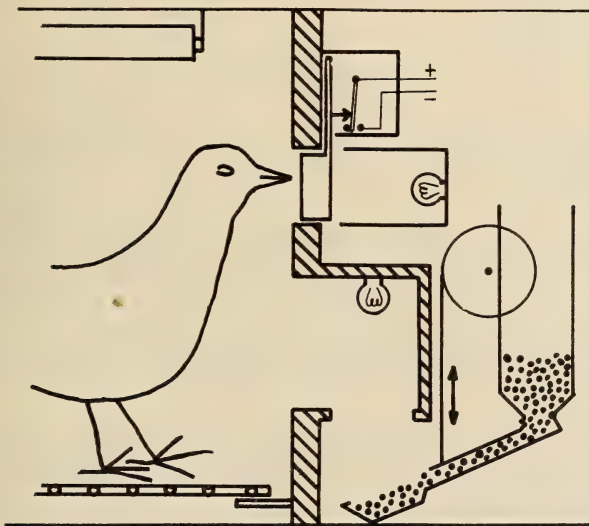


ABB. 1.

Versuchsanlage zur Absolvierung binärer Sequenzen
(nach KUNZE, 1966)

Sequenz aufleuchten. Je Versuchstag werden 300 solcher Sequenzen durchgeführt. Um das Kriterium „75% Richtig“ zu ermitteln, wird der ganze Versuch in Blöcke von je 20 Sequenzen eingeteilt. Das Lernziel gilt als erreicht, wenn in einem solchen 20er Block 15 und mehr Sequenzen richtig ausgeführt werden.

3. *Versuchsplan*: Versuch 1 besteht aus zwei Teilen. Der erste Teil umfasst den sog. primären Lernprozess, wo die Stufen 1 bis 3 von 18 Tauben zum ersten Mal absolviert werden, was rund 6

Versuchstage in Anspruch nimmt. Im zweiten Teil folgt eine Periode des Wiederlernens, welche die Retention nach 1 Tag sowie nach 4 und 12 Monaten prüft, wobei jede Gruppe aus 6 Tieren besteht. In Versuch 2 (3 Tauben) umfasst der primäre Lernprozess die Stufen 1 bis 7 und dauert rund 4 Wochen. Beim Wiederlernen nach 12 Monaten wird untersucht, ob die Tiere wiederum das Lernziel auf den Stufen 1 bis 7 erreichen und welcher Lernaufwand dazu notwendig ist. In beiden Versuchen werden auf jeder Stufe so viele Sequenzen durchgeführt, bis das geforderte Lernziel erreicht ist. Dabei dient die erforderliche Anzahl Sequenzen als Mass für den Lernaufwand.

RESULTATE

Versuch 1: Prüfung der Retention von Binärsequenzen durch Wiederlernen

In dieser Serie wird die Abhängigkeit des Lernaufwandes für Wiederlernen von der Dauer des Versuchsunterbruches geprüft. Dazu werden 4 Gruppen zu je 6 Tauben, welche die Stufen 1 bis 3 in aufsteigender Reihenfolge lernen, miteinander verglichen. Die 1. Gruppe bewältigt nur den primären Lernprozess und dient als Kontrolle.

Gruppe 2 absolviert die Wiederlernperiode anschliessend an den ersten Versuch, Gruppe 3 und 4 nach einer Versuchspause von 4 bzw. 12 Monaten. Die Tauben der 3. Gruppe picken nach 4 monatigem Aufenthalt in einem Taubenschlag sofort wieder an die Scheibchen, wenn sie in den Versuchskäfig gesetzt werden. Sie scheuen sich aber vor dem Herannahen der Futterschale und dem damit verbundenen Motorengeräusch. Diese Scheu verschwindet mit zunehmender Versuchsdauer. Die Tiere der 4. Gruppe dagegen müssen nach dem Unterbruch zuerst wieder an das Lehrgerät gewöhnt werden, was 2 bis 3 Tage in Anspruch nimmt, im Unterschied zu durchschnittlich 12 Tagen beim ersten Mal.

Die Wiederlern-Kurven (Abb. 2) zeigen deutlich, dass alle 3 Stufen beim zweiten Durchgang bedeutend schneller gelernt werden. Ohne Versuchsunterbruch ist der Lernaufwand am geringsten (Gruppe 2), mit Versuchsunterbruch grösser als ohne, aber immer noch bedeutend geringer als im ersten Versuch (Gruppe

1). Dabei zeigen sich keine wesentlichen Unterschiede, wenn der Versuchsunterbruch 4 Monate (Gruppe 3) oder ein Jahr (Gruppe 4) beträgt.

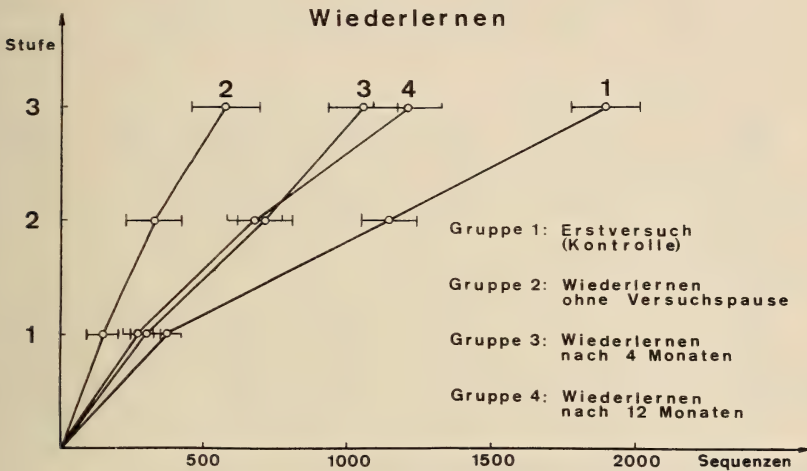


ABB. 2.

Lernaufwand der 4 Gruppen (je 6 Versuchstiere) für die Stufen 1 bis 3 mit Standardabweichung der Durchschnittswerte

Versuch 2: Prüfung der Leistungsgrenze beim Wiederlernen

Auf den oberen Stufen wird das Lernziel nicht mehr von jeder Taube erreicht. In einem Vorversuch erfüllten z.B. auf Stufe 7 nur 3 von 82 geprüften Tieren das geforderte Kriterium von „75% Richtig“. Der damals erforderliche Lernaufwand ist aus Tab. 1 ersichtlich. Beim Wiederlernen nach einem Versuchsunterbruch von 12 Monaten erreichen diese 3 Elite-Tauben wiederum das Lernziel auf den Stufen 1 bis 7 und zwar mit einem bedeutend geringeren Lernaufwand. Bemerkenswert ist auch hier die ungemäin rasche Bewältigung der untersten 3 Stufen. Auf Stufe 8, d.h. der Leistungsgrenze, zeigen die Tiere wieder dasselbe Verhalten wie schon vor Jahresfrist: Anfänglich erzielen sie noch einen relativ hohen Erfolgsskore (20—40%), welcher aber mit zunehmender Versuchsdauer immer mehr abnimmt, so dass das Lernziel nicht erreicht wird.

TAB. 1.

Ergebnisse aus Versuch 2: Totalzahl Sequenzen, die erforderlich waren, um das Lernziel auf den einzelnen Stufen zu erreichen

Taube	Stufe 1	Stufe 2	Stufe 3	Stufe 4	Stufe 5	Stufe 6	Stufe 7
Erstmaliges Lernen der Stufen 1 bis 7							
1317	360	720	2220	3160	6360	7580	7740
7825	460	760	1660	3540	5240	5680	6680
9035	400	960	1700	2840	3480	5900	6200
Durchschnitt	407	813	1860	3180	5027	6387	6873
Wiederlernen der Stufen 1 bis 7 nach 12 Monaten							
1317	160	440	760	860	1640	2300	3300
7825	180	240	600	1130	2540	2660	3480
9035	80	500	580	1160	2040	2180	2940
Durchschnitt	140	393	647	1050	2073	2380	3240
Durchschnittsquadrate aus Streuungserlegung ($\cdot 10^{-4}$)							
zw Gruppen (FG = 1)	10,67	26,46	220,8	680,5	1308	2408	1980
inh Gruppen (FG = 4)	0,27	1,75	5,4	7,5	115	57	35
s (FG = 4)	52	132	232	274	1075	756	590
F (zw/inh)	39,52**	15,12*	40,89**	90,73***	11,37*	42,25*	56,57**

* $P_F < 0,05$ ** $P_F < 0,01$ *** $P_F < 0,001$.

Abkürzungen:

FG: Freiheitsgrad; s: Standardabweichung (= Wurzel aus Durchschnittsquadrat innerhalb Gruppen); zw: zwischen; inh: innerhalb.

Die Durchschnittsquadrate sind durch 104 dividiert zur Vermeidung unwesentlicher Stellen.

DISKUSSION

Um eine vorausbestimmte Folge gleichsinniger Handlungen auszuführen, ist ein „Vorbild“ der betreffenden Sequenz in Form eines Engramms erforderlich. Es wird hier als „Sollwert-Engramm“ bezeichnet und entsteht auf noch unbekannte Weise während des Lernprozesses. Mit diesem Engramm müssen die während einer Sequenz ausgeführten Pickbewegungen, welche vermutlich wie retinale Nachbilder kurzfristig wirksam sind, in Übereinstimmung gebracht werden. Durch Summation solcher Nachbilder entsteht

eine Konstellation im Immediatgedächtnis, welche als „Istwert-Nachbild“ bezeichnet wird. Bei Übereinstimmung von Istwert-Nachbild mit Sollwert-Engramm erfolgt die Auslösung des Sequenzabbruchs. Gleichzeitig muss das Istwert-Nachbild gelöscht werden, um den korrekten Ablauf der nächsten Sequenz zu ermöglichen,

Das während des Lernprozesses aufgebaute Sollwert-Engramm bleibt offenbar über längere Zeit wirksam, denn beim Wiederlernen verlaufen die Lernkurven signifikant steiler als im primären Lernprozess, obwohl sich die Tauben scheinbar zunächst nicht mehr an die Versuchssituation erinnern. Die Wirksamkeit der Engramme scheint sich vor allem im ersten Abschnitt einer Lernpause zu verringern, liess sich doch kein Unterschied nachweisen, wenn diese 4 Monate oder 1 Jahr dauerte (Gruppe 3 und 4 in Versuch 1). Dieses Ergebnis stimmt mit der beim Menschen erhobenen logarithmischen Vergessenskurve von EBBINGHAUS (1885) gut überein. Ohne eine Grenze zu bestimmen, konnte übrigens DIEBSCHLAG (1940) bei Tauben ein Retentionsvermögen von 11 Monaten nachweisen, MATTHEWS (1952) zeigte, dass sich Brieftauben in einer Arena noch nach 2 Jahren an eine gelernte Orientierungsrichtung erinnern und SKINNER (1950) beobachtete, dass eine einfache konditionierte Pickreaktion noch nach 4 Jahren praktisch unverändert wieder auftrat.

Die sequentielle Leistungsgrenze ist vermutlich vom *Umfang des Immediatgedächtnisses* abhängig, denn das Versuchstier muss alle Antworten einer Sequenz kurzfristig behalten können, damit es die richtige Anzahl von Antworten ausführen kann (POSNER, 1963). Nach bisheriger Erfahrung liegt die Grenze dieser Summationskapazität bei der Zahl 7 (MILLER, 1956). Auch bei höher entwickelten Vögeln (LÖGLER, 1959), ja sogar beim Menschen (Perzeptionsumfang) wurden für diese Funktion keine höheren Werte gefunden (POLLACK, JOHNSON & KNAFF, 1959). Dagegen streuen die Leistungen der Tauben ganz beträchtlich, indem von 82 nur 3 Tiere die Anzahl «sieben» erreichen konnten; die Verteilung der Ergebnisse bei den übrigen Versuchstieren war wie folgt: Anzahl 6 (9 Tauben), Anzahl 5 (15 Tauben), Anzahl 4 (32 Tauben), Anzahl 3 (19 Tauben), Anzahl 2 (4 Tauben). Es stellt sich nun die Frage, ob diese individuellen Schwankungen auf die Kapazität des Immediatgedächtnisses oder allenfalls auf Faktoren zu beziehen sind, welche diesen Speicher blockieren. Die folgenden Beobach-

tungen/ können gewisse Hinweise vermitteln: Tauben, die das Lernziel nur auf den untern Stufen erreichen, fallen dadurch auf, dass sie meist ungenau an die Scheibchen picken und dadurch teilweise ungültige Antworten abgeben, die von den gültigen unterschieden werden müssen und das Immediatgedächtnis zusätzlich belasten. Im Gegensatz dazu sind es in der Regel die präzise pickenden Tauben, die im Zählversuch rasche Fortschritte machen und die höchsten Sequenz-Ziffern bewältigen können. Die 3 für den zweiten Versuch erkorenen Spitzentiere durchliefen auch die Stufen 1 bis 3 bedeutend schneller als die zufällig einer Population entnommen Tauben der 4. Gruppe in Versuch 1. Tauben mit hoher Leistungsgrenze erzielen also auch bei der Lösung der einfachen Sequenzprobleme bessere Resultate als Durchschnittstiere. Diese Ergebnisse sprechen dafür, dass die Streuung der sequentiellen Leistungsgrenze bei Tauben nicht so sehr durch die Variabilität des Immediatgedächtnisses als vielmehr durch diejenige gewisser sensomotorischer Funktionen bedingt ist. Der Umfang des Immediatgedächtnisses bildet zwar die wichtigste Grundlage zur Erreichung von hohen Sequenzleistungen, weist aber bei allen Tieren eine bemerkenswerte Konstanz auf und scheint daher auf einem stabilen neurophysiologischen Mechanismus zu beruhen. Dagegen hängt die Ausnützung der im Immediatgedächtnis gegebenen Potenzen von von stark variierenden Faktoren ab, so z.B. vom Schwierigkeitsgrad der sequentiellen Handlung bzw. der sensomotorischen Fähigkeit zu deren Bewältigung. Auf jeden Fall ist jedoch die sequentielle Leistungsgrenze als *charakteristische Grösse* des sequentiellen Lernverhaltens von entscheidender Bedeutung.

ZUSAMMENFASSUNG

Mit der Methodik der instrumentalen Konditionierung nach SKINNER wurde die Fähigkeit von Haustauben (*Columba livia*) zum Wiederlernen einer bestimmten Anzahl (Sequenz) binärer Entscheidungen untersucht. Diese Entscheidungen werden durch gezielte Schnabelhiebe auf eines von zwei zur Wahl stehenden Fensterchen getroffen.

1. Ein Programm, das Sequenzen von bis zu 4 programmierten binären Entscheidungen umfasst, wurde von 18 Tauben innerhalb

von 6 Tagen gelernt. Am nächsten Tag sowie nach nach Versuchsunterbrüchen von 4 und 12 Monaten wurde das Problem 3 verschiedenen Gruppen zu je 6 Tieren ein zweites Mal gestellt. Der Lernaufwand war beim Wiederlernen in allen 3 Fällen signifikant geringer als beim erstmaligen Lernen, nach einem Versuchsunterbruch aber grösser als ohne. Dabei liess sich kein Unterschied nachweisen, wenn der Versuchsunterbruch 4 Monate oder 1 Jahr dauerte, was darauf hindeutet, dass die sog. « Vergessenskurve » auch bei der Taube exponentiell abfällt.

2. Drei aus 82 Tauben selektionierte Elite-Tauben, denen es im ersten Lernprozess gelang, eine Sequenz von bis zu 8 binären Entscheidungen zu bewältigen, erreichten nach einem Versuchsunterbruch von einem Jahr wieder das gleiche Rekordresultat und zwar ebenfalls mit einem bedeutend geringeren Lernaufwand als beim ersten Mal. Es wird vermutet, dass diese Leistungsgrenze durch die Kapazität des Immediatgedächtnisses sowie durch sensorische Lernfähigkeiten entscheidend beeinflusst wird und deshalb eine charakteristische Grösse des sequentiellen Lernverhaltens darstellt.

RÉSUMÉ

On a examiné la capacité des pigeons à apprendre une certaine séquence de décisions binaires d'après la méthode du conditionnement instrumental de SKINNER. Les pigeons expriment ces décisions en becquetant sur deux fenêtres transparentes en matière plastique.

1. En 6 jours, en moyenne, 18 pigeons ont appris un programme qui consistait en deux à quatre décisions binaires programmées. On a ensuite divisé les pigeons en 3 groupes différents de six animaux. Puis, on a reposé le même problème une seconde fois le jour suivant et après des interruptions de 4 et 12 mois aux groupes respectifs. L'effort pour le réapprentissage était dans les 3 cas significativement moindre que pour le premier apprentissage, cependant il était plus grand après une interruption. On n'a pas pu prouver une différence selon que l'interruption durait 4 mois ou un an, ce qui indique que la courbe de l'oubli descend exponentiellement chez le pigeon comme chez les mammifères.

2. Trois pigeons d'élite, sélectionnés parmi 82, ont réussi à maîtriser dans le premier apprentissage une séquence de huit décisions au maximum. Après une interruption d'un an, ils ont atteint de nouveau le même résultat extraordinaire, et, de plus, avec un effort considérablement moindre que la première fois. — On suppose que cette limite séquentielle est décisivement influencée par la capacité de la mémoire immédiate, ainsi que par des aptitudes sensorimotrices, et qu'elle représente une composante caractéristique de l'apprentissage séquentiel.

SUMMARY

Pigeons were instrumentally trained in a SKINNER box situation to perform a sequence of binary decisions, by which the birds pecked either one of two translucent plastic keys.

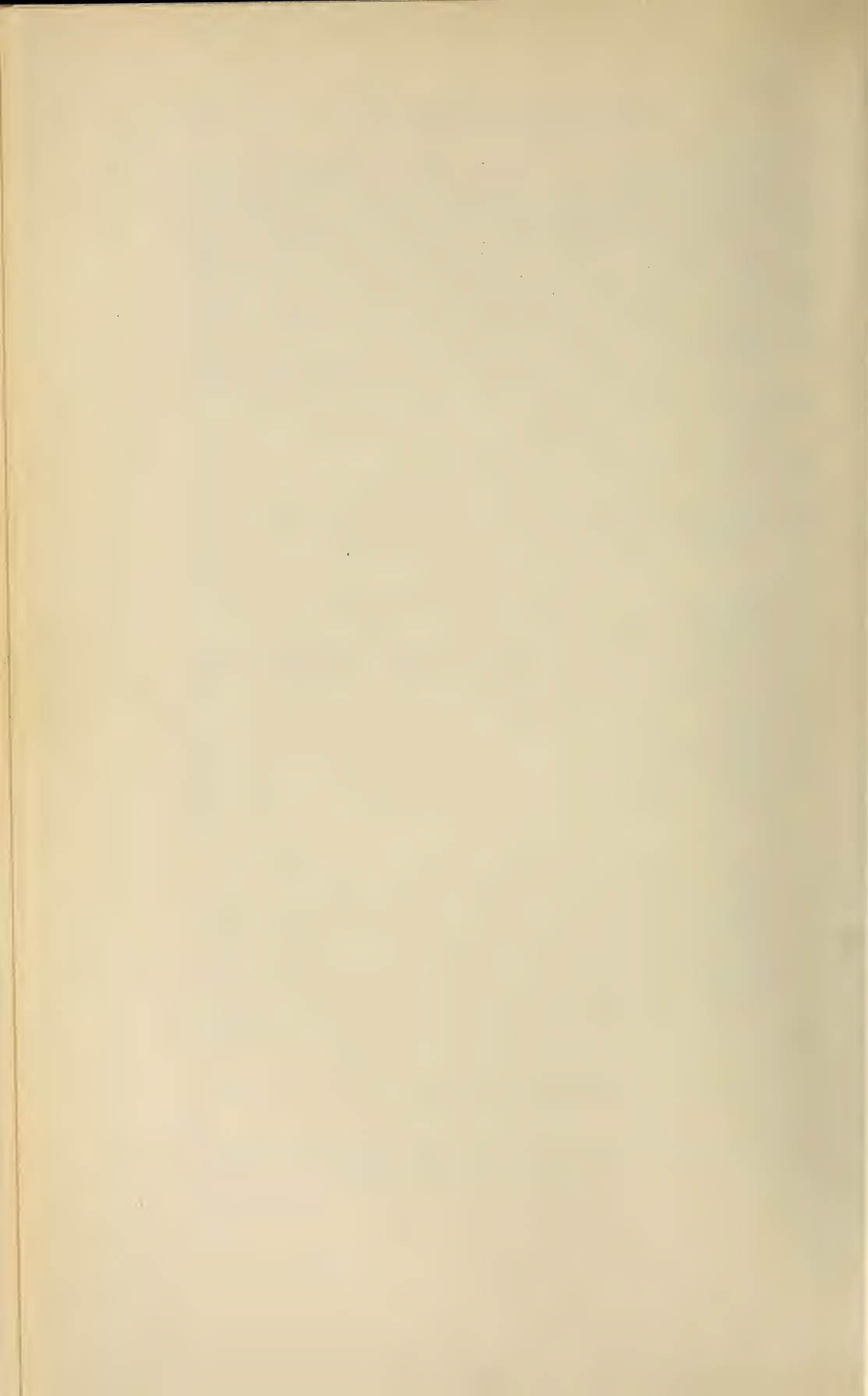
1. Within six days 18 pigeons learned a program reaching a maximum of four binary decisions. These pigeons were then divided into three groups of six animals which again performed the same task after an interruption of (a) one day, (b) four months, and (c) twelve months. All re-learning was significantly faster than original learning, but the last two groups (b, c), although not different from each other, were much slower than the group after one day only. The results are reminiscent of the classical exponential forgetting curve of EBBINGHAUS.

2. Three pigeons out of 82 were able to perform a sequence of as many as eight binary decisions in the first learning process. After an interruption of twelve months they again reached the same outstanding level of performance, and in a much shorter time than in the first learning. It is suggested that the level of performance in sequential tasks is limited by both sensory-motor ability and the capacity of the short-term memory storage.

BIBLIOGRAPHIE

- DIEBSCHLAG, E.: *Über den Lernvorgang bei der Hautstaube*. Z. vergl. Physiol. 28, 67-104 (1940).

- EBBINGHAUS, H.: *Über das Gedächtnis*. Leipzig, Duncker & Humblot (1885).
- KOEHLER, O.: „Zählende“ Vögel und vergleichende Verhaltensforschung. Acta XI. Congr. Int. Orn., Basel, 588-598 (1955).
- KUNZE, H.: *Beeinflussung des Lernverhaltens durch Chlordiazepoxid bei Tauben*. Diss. Tübingen (1966).
- LÖGLER, P.: *Versuche zur Frage des „Zähl“-Vermögens an einem Graupapagei und Vergleichsversuche an Menschen*. Z. Tierpsychol. 16, 179-217 (1959).
- MATTHEWS, G. V. T.: *The relation of learning and memory to the orientation and homing of pigeons*. Behaviour 4, 202-221 (1952).
- MILLER, G. A.: *The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information*. Psychol. Rev. 63, 81-97 (1956).
- POLLACK, I., L. B. JOHNSON, and P. R. KNAFF: *Running memory span*. J. exp. Psychol. 57, 137-146 (1959).
- POSNER, M. I.: *Immediate memory in sequential tasks*. Psychol. Bull. 60, 333-349 (1963).
- SKINNER, B. F.: *Are theories of learning necessary?* Psychol. Rev. 57, 193-216 (1950).
- *The experimental analysis of behavior*. Am. Scientist 45, 343-371 (1957).
- ZEIER, H.: *Über sequentielles Lernen bei Tauben, mit spezieller Berücksichtigung des „Zähl“-Verhaltens*. Z. Tierpsychol. 23, 161-189 (1966).
-



Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (*Mollusca, Gastropoda*)¹

von

Pio FIORONI

Zoologische Anstalt der Universität Basel
und Laboratoire Arago (Banyuls-sur-Mer, P.-O., France)

Mit 113 Textabbildungen

INHALTSÜBERSICHT

EINLEITUNG 625

I. TEIL: EINZELNE ONTOGENESEN VON PROSOBRANCHIERARTEN

A. FORMEN OHNE ODER MIT GERINGER EIWEISSAUFNAHME (ALS TROCHOPHORA, VELIGER ODER SELTENER ALS KRIECHSTADIUM SCHLÜPFEND)

1. <i>Patella vulgata</i>	628
2. <i>Haliotis tuberculata</i>	629
3. <i>Acmaea</i> - und <i>Helcion</i> -Arten	630
4. <i>Fissurella</i>	631
5. <i>Gibbula</i> -Arten und Verwandte	631

¹ Ausgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

B. FORMEN MIT SCHWACHER BIS MITTLERER EIWEISSAUFNAHME

a) als <i>Veliger</i> schlüpfend	631
6. Trophon spec.	631
7. „Konkrementveliger“	635
8. Philbertia purpurea	638
9. Crepidula fornicata	642
b) als <i>Kriechstadium</i> schlüpfend	643
10. Crepidula adunca	643

C. FORMEN MIT INTENSIVER EIWEISSAUFNAHME (ALS VELI-CONCHA ODER KRIECHSTADIUM SCHLÜPFEND)

11. Lacuna pallidula und Littorina obtusata	644
12. Nassa reticulata	647
13. Nassa mutabilis	650
14. Fusus spec.	655
15. Pomatias elegans	661

D. FORMEN MIT NÄHREIERAUFNAHME (ADELPHOPHAGIE)
(FAST IMMER IM KRIECHSTADIUM SCHLÜPFEND)

a) <i>Nähreier mit Hilfe der Velarcilien abgebaut</i>	663
16. Bursa spec.	663
17. Polinices (Natica) catena	666
18. Polinices (Natica) spec.	671
19. Neritina (Theodoxus) fluviatilis	672
20. Cassidaria spec.	673
b) <i>Nähreier durch das Stomodaeum verschlungen</i>	684
21. Cassidaria echinophora	684
22. Murex-Arten	688
23. Nucella (Purpura) lapillus	691
24. Ocinebra spec.	695
25. Ocinebra aciculata	701
26. Pisania maculosa	701
27. Buccinum undatum	704

II. TEIL: DIE ENTWICKLUNG DER GASTROPODEN, BEHANDELT IN HINSICHT AUF DIE TRANSITORISCHEN ORGANE, DAS ENTWICKLUNGSMILIEU UND DIE EMBRYONALE ERNÄHRUNG

A. FORTPFLANZUNGSVERHÄLTNISSE UND FRÜHENTWICKLUNG

1. Sexuelle Verhältnisse	709
2. Gelege	709
3. Viviparität	711
4. Eier:	
a) Eizahl	712
b) Eigrösse	713
5. Furchung und Frühentwicklung	714
6. Übersicht der Entwicklungsstadien	718

B. TRANSITORISCHE (LARVALE) ORGANE

1. Velum	726
2. Kopf- und Fussblase	731
3. Larvalherz	733
4. Schale und Operculum	734
5. Larvale Exkretionsorgane:	
a) Larvalniere	738
b) Urniere	741
c) Analniere	742
d) Weitere Exkretionsorgane	743
6. Hautvakuolenzellen	744
7. Nuchalzellen	747
8. „Freie Zellen“	748

C. VERDAUUNGSORGANE

1. Stomodaeum und Oesophag	749
2. Mitteldarm:	
a) Magen	752
b) Mitteldarmdrüse	753
3. Enddarm	756
4. Macromeren	758

D. EMBRYONALE ERNÄHRUNG

1. Protolecith	761
2. Eiweiss	764
3. Nähreier:	
a) Vorkommen	766
b) Aufnahme	768
c) Bau	772
d) Determination der Nähreier	773
e) Zur Evolution des Nähreiertypes	775

E. SCHLÜPFEN UND POSTEMBRYONALENTWICKLUNG

1. Schlüpfen	777
2. Zur Postembryonalentwicklung	778

III. TEIL: DISKUSSION DER BEFUNDE

A. ONTOGENESE UND EVOLUTION (PHYLOGENESE)	780
---	-----

B. ZUM PROBLEM DER METAMORPHOSE UND DES ENTWICK- LUNGSMODUS	783
--	-----

C. ZUR BEZIEHUNG ZWISCHEN DEM ENTOBLAST UND DEN EMBRYONALEN NÄHRSTOFFEN	788
--	-----

D. VERGLEICH DER ZWEI HAUPTTYPEN DOTTERREICHER ENTWICKLUNG BEI MOLLUSKEN (PROSOBRANCHIA-CEPHA- LOPODA)	791
--	-----

TABELLEN	796
--------------------	-----

ZUSAMMENFASSUNG	850
---------------------------	-----

RÉSUMÉ	853
------------------	-----

SUMMARY	854
-------------------	-----

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN	856
--	-----

LITERATURVERZEICHNIS	857
--------------------------------	-----

EINLEITUNG

Die ersten umfassenden Arbeiten zur Embryologie der Prosobranchier sind schon vor über hundert Jahren entstanden (CLAPARÈDE, FOL, BOBRETZKY u.a.) und nach der Jahrhundertwende von zahlreichen Arbeiten PELSENER's abgelöst worden. In dieser Periode hat die Molluskenembryologie durch das Aufkommen der „Cell-Lineage“, d.h. das Zurückverfolgen des Schicksals der einzelnen Organe auf frühe Furchungsstadien (CONKLIN, ROBERT u.a.) einen neuen Aufschwung genommen.

Die neuere Zeit steht besonders im Zeichen von mehr oekologisch gerichteten Studien (ANKEL, THORSON, LEBOUR, RISBEC u.a.), sowie der heute dominierenden Entwicklungsphysiologie (RAVEN und Schüler, HESS¹). Daneben sind aber auch die morphologischen Kenntnisse durch eine Reihe von detaillierten Einzelstudien (z.B. PORTMANN, MORITZ, SMITH, CROFTS, CREEK, WERNER und viele andere²) gefördert worden.

Die vorliegende Arbeit ist durch manche gemeinsame Arbeitsstunden mit Herrn Prof. Dr. A. Portmann in Basel, Villefranche, Banyuls und Roscoff angeregt worden. An seinem Beispiel ist auch meine Begeisterung für die Entwicklung mariner Avertebraten gewachsen, und ich habe stets in reichem Masse von seinen vielen freundschaftlichen Ratschlägen und Einsichten zehren dürfen.

In der Zusammenstellung von GEIGY-PORTMANN wird eindrücklich auf den Reichtum der tierlichen Ontogeneseformen hingewiesen. — Anlässlich embryologischer Studien an Tintenfischen (FIORONI 1964) haben wir mehrmals deren unterschiedliche Entwicklungstypen betonen können. Die zahlreichen ontogenetischen, auch in evolutiver Hinsicht bedeutsamen Sonderwege der Prosobranchier haben mich zu einer eingehenderen Beschäftigung auch mit dieser Tiergruppe verführt. Die Abhängigkeit der Keime von der embryonalen Nährstoffversorgung soll dabei im Vordergrund stehen.

Unsere in drei Teile gegliederte Arbeit versucht auf Grund der eigenen Untersuchungen und der Literatur eine erste Synthese der jetzigen Kenntnisse; sie möchte andererseits aber auch die vielen noch bestehenden Lücken hervorheben. — Aus Gründen der leichteren Lesbarkeit werden im Text die in Tabelle I gewürdigten

¹ Vgl. die Zusammenfassungen von RAVEN und HESS (1962).

² Vgl. Tab. I.

Autoren nur wenig zitiert. Bezüglich der Systematik der Prosobranchier folgen wir der Einteilung von THIELE.

In einer ersten Partie werden die Ontogenesen einzelner Arten geschildert. Die Frühentwicklung und besonders die Postembryonalentwicklung, denen spätere Studien gelten sollen, treten hier an Bedeutung zurück. Die Gliederung erfolgt auf Grund der embryonalen Nährstoffe. Infolge der grossen Entwicklungsunterschiede der einzelnen Arten werden dabei die Formen mit Nähreiern in besonders reichem Masse behandelt. Mitbedingt durch die Zugänglichkeit des Materiales sind die infolge ihres Dotterreichthums auch anatomisch besonders interessanten Küstenformen bevorzugt.

Die Befunde an Trophon und verwandten Ontogenesetypen („Konkrementveliger“), *Philbertia*, *Bursa*, *Ocinebra*, an *Nassa*, *Polinices* (*Natica*)- und *Cassidaria*-Arten basieren ausschliesslich oder zum allergrössten Teil auf eigenen Untersuchungen. Die v.a. von PORTMANN bearbeiteten Entwicklungen von *Fusus*, *Murex*, *Nucella*, *Pisania* und *Buccinum* wurden von uns noch einmal ganz durchgearbeitet und teilweise ergänzt. Schliesslich werden infolge ihres besonderen Ontogenesemodus auch noch einige nicht von uns selbst beobachtete Arten (Archaeogastropoda, *Crepidula*, *Pomatias*, *Neritina*) aufgeführt.

Ein zweiter Teil schildert zusammenhängend die Ontogenese im Hinblick auf das Kapselleben und die embryonale Nährstoffbewältigung, wobei aus Platzgründen fast nur auf die transitorischen Organe eingegangen und die Entwicklung der larvoadulten Organsysteme beiseite gelassen wird. Ergänzend werden auch kurz die Verhältnisse der Opisthobranchier und Pulmonaten dargestellt.

Ein abschliessender Abschnitt erörtert auf Grund der Befunde der zwei ersten Teile einige allgemeine Probleme, wie die Rolle der embryonalen Mitteldarmdrüse, das Problem des dotterreichen Eies, die Metamorphose und die Frage nach Ontogenese und Evolution.

Über die Herkunft der von uns beobachteten Prosobranchier-Laiche orientiert Tabelle II. Alle Embryonen wurden — oft unter Zuhilfenahme von Vitalfärbungen (Neutralrot, Methylenblau, Brilliantkresylblau, etc.) — intensiv in lebendem Zustand und häufig auch innerhalb der Eikapseln beobachtet.

Speziell bei älteren Embryonen erwies sich vor der Fixierung (v.a. wässriger und alkoholischer Bouin und die Fixierungen nach Susa, Helly, Champy, Lindsay-Johnson und Regaud) eine Lähmung mit Kokain oder Magnesiumchlorid als vorteilhaft. Von allen Entwicklungsstadien wurden zahlreiche, auch zu Rekonstruktionen verwendete Paraffin-Schnittserien (nach verschiedenen Verfahren) angefertigt, welche hauptsächlich mit Häkalaun (Benzopurpurin oder Orange G als Gegenfärbung), Hämatoxylin, Safranin-Lichtgrün, Boraxcarmin, Azan, der P.A.S. — Färbung und nach den Methoden von Mallory, Millot und Prenant angefärbt wurden. Kleine Veliger wurden vor der Einbettung meist mit Eosin und anderen Farbstoffen vorgefärbt.

Die Arbeit ist mir durch viele Freunde und Helfer erleichtert worden. Herrn Prof. Portmann und meiner lieben Frau verdanke ich viele Hinweise und Ratschläge; auch durfte ich ihre Ergebnisse und Zeichnungen von *Fusus*, *Pisania*, *Nucella* und *Buccinum* in dieser Studie mitverwerten. Herr Prof. Portmann hat mir auch finanzielle Unterstützung durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung ermöglicht. Manche Anregungen und Hilfeleistungen verdanke ich Frau Dr. K. Mangold-Wirz. — In lebenswürdiger Weise hat Herr G. Thorson (Kopenhagen) verschiedene Gelegeproben bestimmt. Den Mitarbeiterinnen Myrtha Herter, Véronique Isler, Annetrudi Kress, Vreni Lötscher, Romy Mangold, Ruth Salathé, Marlies Wenger und meiner Frau, sowie Herrn Dr. Franz Meier danke ich für ihre technische Mitarbeit. Schliesslich bin ich auch den französischen marinen Laboratorien mit ihren Mitarbeitern in Roscoff (Prof. G. Teissier) und besonders Banyuls-sur-Mer (Prof. G. Petit und P. Drach), wo ich mehrere Sommer verbringen durfte, für die durch sie geschaffenen ausgezeichneten Arbeitsmöglichkeiten verpflichtet.

I. TEIL: EINZELNE ONTOGENESEN VON PROSOBRANCHIER-ARTEN

A. Formen ohne oder mit geringer Eiweissaufnahme

(ALS TROCHOPHORA, VELIGER ODER SELTENER
ALS KRIECHSTADIUM SCHLÜPFEND)

1. *Patella vulgata*

(Abb. 1 und 108)

Laich.

Die wie bei anderen Archaeogastropoden äusserlich befruchteten Eier (Durchmesser 120-160 μ) werden einzeln ins Meerwasser abgegeben. Die perivitelline Flüssigkeit schwillt rasch bis um weitere 70 μ an; nach 25 Minuten ist aber das Chorion bereits verschwunden, womit praktisch die ganze Entwicklung im freien Meerwasser erfolgt.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die bei 12,5°C schon nach 24 Stunden aufgebaute Trochophora (Abb. 1a) wird bald planktonisch. Ausser den zwei Cilienreihen des Prototrochs finden sich an den Körperenden noch zusätzliche Cilien auf der Apicalplatte und im Telotroch. Wie bei manchen Archaeogastropoden ist die larvale Retraktormuskulatur, welche bei der Torsion eine wichtige Rolle spielt, schon früh ausgebildet. Das gesamte Entoderm leitet sich von den Macromeren 4A bis C ab, während die 4D-Macromere nur Mesodermzellen bilden soll.

Rasch erfolgt der Umbau zum sich durch ein sehr grosszelliges, einlappiges und nicht retrahierbares Velum auszeichnenden Veliger (Abb. 1b). Radulatasche, Enddarm, Mantel, Schale, Fuss und nach DODD auch ein Leberlappen werden praetorsional angelegt. Nach 96 Stunden — die Torsion ist in vollem Gange — wird die erste Nahrung aufgenommen. Larvalherz und Larvalniere fehlen; zwei lateral von der Apicalplatte gelegene transitorische lichtbrechende Körper, die freilich auch als Sinnesorgane gedeutet werden, könnten eventuell exkretorisch tätig sein (SMITH).

Der adulte Magen und die restlichen Teile der Mitteldarmdrüse, welche mit ihren zwei Lappen bis in die Mantelfalten reicht, entstehen posttorsional, was auch für die paarige Anlage von Niere und Pericard gilt.

Die jetzt kriechende, mit der fertigen Radula ausgestattete Jungschnecke (Abb. 1c) setzt sich etwa nach 10 Tagen fest, und die Metamor-

phose setzt ein. Velum, Operkel und Schale werden abgeworfen und der Retraktormuskel teilweise reduziert; das Adulttier kann sich nicht mehr in die Schale zurückziehen.

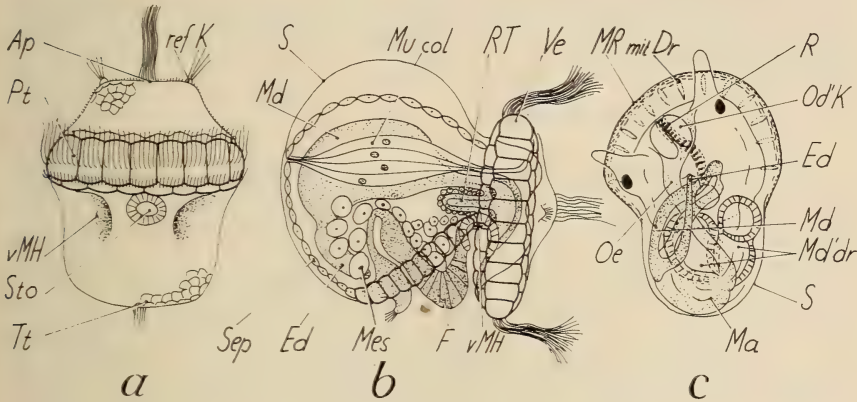


ABB. 1.

Patella vulgata.

Verschiedene Entwicklungsstadien (schematisiert nach SMITH 1935).

- a) Trochophora (von ventral). — ref K: refraktärer Körper;
- b) praetorsionaler Veliger im Alter von 48 Stunden (von lateral);
- c) Larve in Metamorphose (von dorsal).

Zur Entwicklung weiterer Archaeo-Gastropoden

Eine Übersicht (vgl. Tab. III) über die Entwicklungsverhältnisse zeigt, dass entgegen der oft in allgemeinen Darstellungen vertretenen Meinung schon innerhalb der als primitiv angesehenen Archaeogastropoden die verschiedensten Ontogenesetypen vorkommen — mit den später zu behandelnden *Neritina*-Arten sogar hochgradige Ernährungsspezialisten. Die anderen Formen sind meist ziemlich nährstoffarm, sodass sie sich zwanglos an die Schilderung von *Patella* anschliessen lassen.

2. *Haliotis tuberculata*

(Abb. 2a)

Die Entwicklung (vgl. Abb. 2a) zeigt grosse Ähnlichkeiten zu *Patella*, doch geht das Chorion erst nach 8 bis 13 Std. verloren. Der Ciliengürtel der Trochophora ist nur monotrochal und die Wimperzellen auf Apicalplatte und Telotroch fehlen. Die Radula tritt erst während der Torsion auf, während beide Lappen der Mitteldarmdrüse schon praetorsional angelegt werden.

Die kurze neritische Phase dauert weniger als 2 Tage, und die Torsion geht über die benthische Phase (ab 6. Tag) bis ins Postveligerstadium (12. Tag) weiter, wo das Operculum abgeworfen und das Velum, zuerst rechtsseitig, abgebaut wird. Neben dem Ausbau aller Organe — die totale Entwicklungszeit dauert fast zwei Monate — erfolgt auch die Ausbildung der epipodialen Tentakel, welche entgegen *Gibbula* (ROBERT) von caudal nach rostral auftreten.

3. Acmaea- und Helcion-Arten

Auch hier ist die Entwicklung rasch; bereits am 2. Tag besitzt *Acmaea* eine Schale (BOUTAN). Die planktontische Veligerphase ist nur kurz (THORSON 1946). Die Jungtiere der viviparen *Acmaea rubella* schlüpfen im Kriechstadium (THORSON 1935).

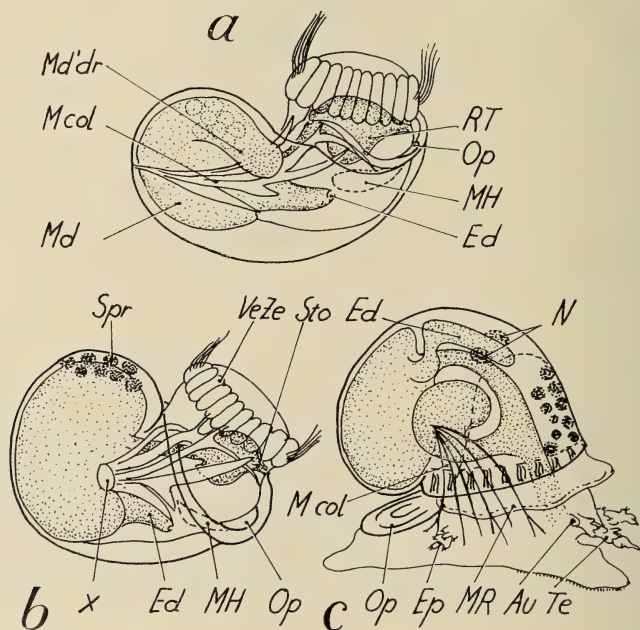


ABB. 2.

Entwicklungsstadien einiger Archaeogastropoden (schematisiert nach den Arbeiten von CROFTS).

- a) *Haliotis tuberculata*: 30 Stunden alter, vor der Torsion stehender Veliger (Schalenlänge ca. 213 μ);
- b) *Calliostoma zizyphinum*: 60 Stunden alter vor der Torsion stehender Veliger (Schalenlänge ca. 347 μ). — X: Insertionsstelle der larvalen Retraktormuskulatur;
- c) *Calliostoma zizyphinum*: schlüpfreifes Jungtier im Alter von 5 Tagen (gleiche Schalenlänge wie b).

4. Fissurella

Obwohl die Eier durch eine Schleimmasse zu einem Gelege vereinigt sind, erfolgt die Befruchtung äusserlich. Die nach einer längeren Eizeit (15 Tage) schlüpfenden Veliger zeigen Velumreduktion, besitzen die ersten Epipodialanhänge und können bereits kriechen. Da sie noch keine Kiemen aufweisen, dürfen sie entgegen der nach dem Schlüpfen ebenfalls kriechenden *Nassa mutabilis* (pg 655) aber nicht als Veliconcha bezeichnet werden.

5. Gibbula (Trochus)-Arten und Verwandte

(Abb. 2b+c, 81c, 108)

Die oft mit grünem Dotter versehenen Eier messen im Mittel 140 μ ; die Veliger schlüpfen rasch. Doch sind bezüglich Eibau, Gelegetyp, Schlüpfzustand (Trochophora, Veliger, Kriechstadium (vgl. Tab. III)) und Entwicklungszeit grosse Unterschiede festzustellen, was diese Gruppe schon weit von den ursprünglichen, bei *Patella* geschilderten Verhältnissen entfernt.

Speziell bei Formen mit früh schlüpfenden Larven ist die Postembryonalzeit sehr lang; bei *Gibbula magus* etwa entsteht die Kieme erst nach 4 Monaten.

Trotz der eiweisshaltigen Kapselflüssigkeit müssen diese Arten zu den nährstoffarmen gezählt werden, da das Eiweiss vorwiegend zur Osmoregulation dient (GERSCH).

B. Formen mit schwacher bis mittlerer Eiweissaufnahme

a) ALS VELIGER SCHLÜPFEND

6. Trophon spec.

(Abb. 3 bis 6, 113)

(Unsere Laiche wurden freundlicherweise von THORSON bestimmt)

Gelege:

Die stark transparente, mit einer praeformierten Schlüpföffnung versehene linsenförmige Kapsel ist ähnlich wie bei *Fusus*, aber kleiner (Durchmesser 3,5 bis 4 mm) und mit zahlreichen winzigen Spitzen versehen, weshalb sich an ihr zahlreiche kleine Partikel anheften können.

Die Eier (38—61, im Mittel 48 pro Kokon) liegen ursprünglich am Rand; die jüngeren Veliger rotieren zuerst frei in der Kapselflüssigkeit, während sie als ältere Stadien den Kapselraum voll ausfüllen und deshalb weitgehend immobilisiert sind.

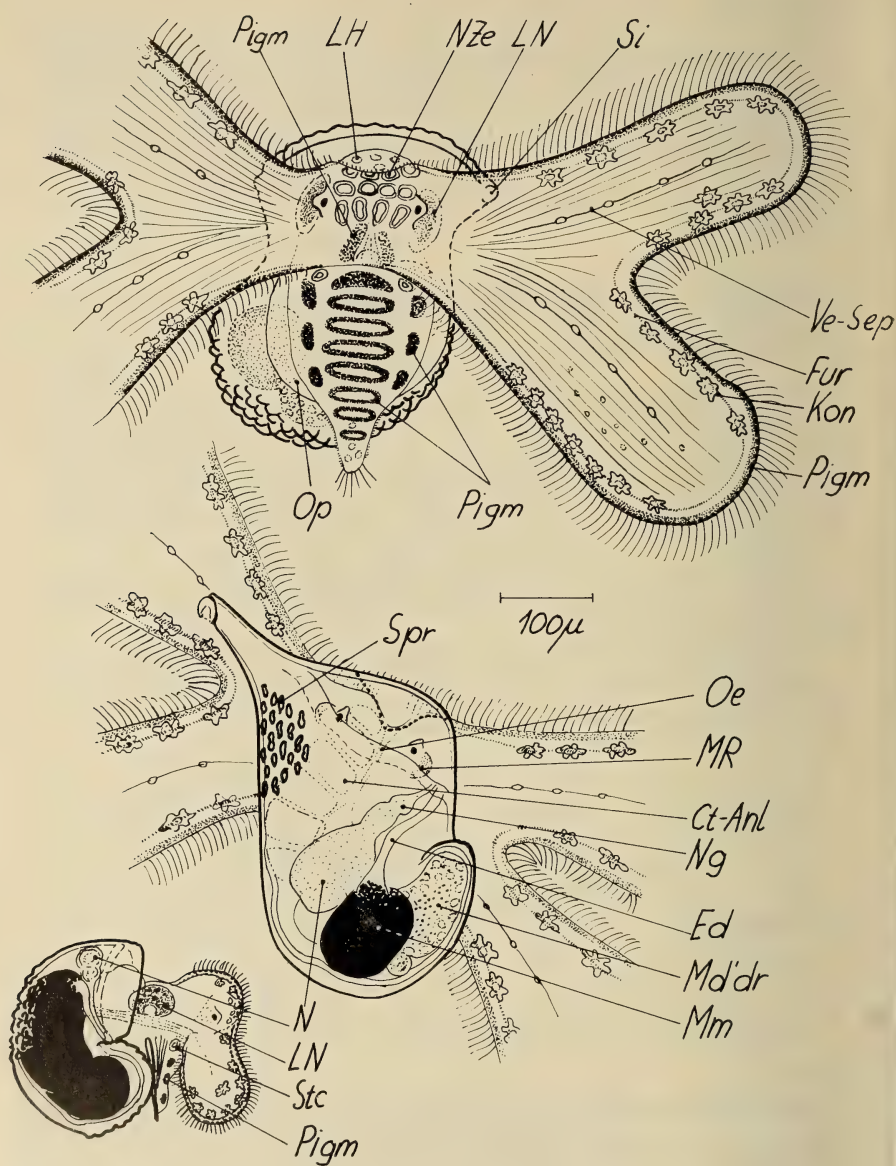


Abb. 3.

Trophon spec.

Totalansichten des schlüpfreifen Veligers. Die stark verkleinerte Abbildung unten links stellt einen jüngeren Veliger mit noch dotterreichen Macromeren dar.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die Ernährung erfolgt weitgehend durch die reichen Dotterreserven, welche bei frühen Veligern zeitweilig die Organanlagen aus der Schale herauspressen. Die Aufnahme von Kapseleiweiss ist bescheiden.

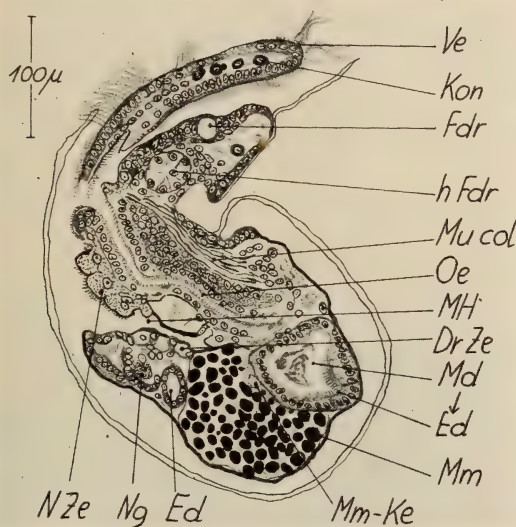


Abb. 4.

Trophon spec.

Sagittalschnitt eines älteren Veligers

Der Protoleicith wird in zwei grossen, je mit einem später degenerierenden Kern ausgestatteten Macromeren konzentriert (Abb. 3 ff.). Die erste, im Gebiet des Enddarmabganges lokalisierte, grösstenteils aus dem Darmverband isolierte Macromere (4D) ist besonders umfangreich und öffnet sich durch eine einen kleinen Hohlraum bildende plasmareiche Zone in den Mitteldarm. Die kleinere zweite, zuerst abgebaute Macromere bleibt dagegen in den Epithelverband des grösseren linken Leberlappens eingebaut, was wir sonst bei keinem anderen Prosobranchier feststellen konnten. Aus beiden Macromeren gelangen Dottersubstanzen in die Säcke der Mitteldarmdrüse, wo sie von deren relativ klein bleibenden Vakuolenzellen resorbiert werden.

Der übrige Darm zeigt keine Besonderheiten (vgl. etwa Abb. 4); die Larvalnieren (mit grossen individuellen Formvarianten) sind stark nach oben verlagert. Die aus zwei Blasen bestehende, mit einem weiten Nierengang versehene definitive Niere tritt schon früh auf (vgl. Abb. 3).

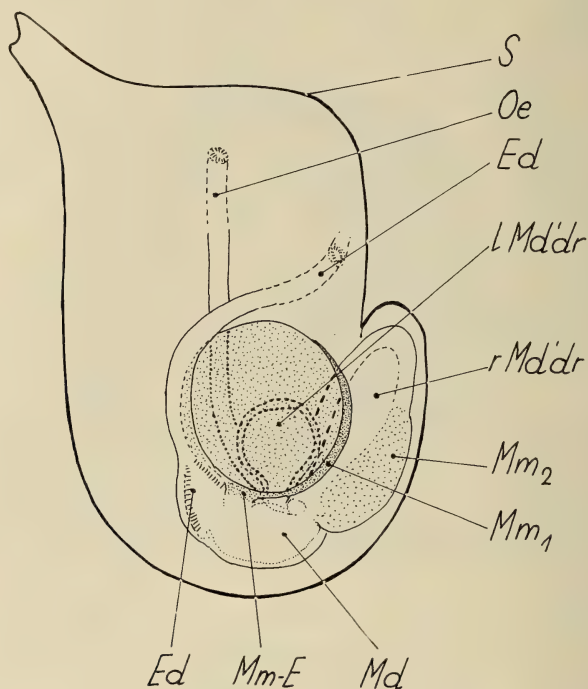


Abb. 5.

Trophon spec.

Verdauungstrakt eines älteren Veligers (schematisiert).

Schlüpfzustand.

Der mit einem vierlappigen Velum, der ersten Anlage der Radulatasche und einer ausgebauten dunkelroten Fusszeichnung ausgestattete Veliger (Schalenlänge zwischen 400 und 440 μ) besitzt eine grosse Mantelhöhle, eine definitive Niere und eine schon stark ausgewachsene Kiemenanlage. Die Larvalnieren und die grossen Hautvakuolenzellen auf der zweiblasigen Kopfblase sind noch kaum reduziert.

Das gelbe Konkrementzellen (vgl. p. 728) enthaltende Velum wird wie bei allen „Konkrement-Veligern“ in der Kapsel nach abwärts getragen (Abb. 3), entfaltet sich aber rasch bei Kontakt mit dem freien Wasser und nimmt dann die gewohnte Lage ein. Die Ganglien sind mit Ausnahme von Cerebral- und Pedalganglien noch wenig entwickelt. Die mit dem Siphon und einem winzigen Schalensporn versehene, rot pigmentierte Schale zeichnet sich durch gitterartige Profilierungen aus. Das mit einem von zahlreichen Muskelfibrillen durchsetzten Blutsinus ausgestattete Metapodium enthält eine sehr umfangreiche, mit einem cilienbesetzten Gang versehene Pedaldrüse sowie zusätzliche Sohlendrüsen (Abb. 4); ein Propodium ist noch nicht ausgebildet.

Die 4D-Macromere birgt noch umfangreiche Dotterreserven (Abb. 3).



Abb. 6.

Trophon spec.

Sagittalschnitt der „Lebermacromere“.

7. „Konkrementveliger,,

(Abb. 7 bis 10, 92, 93, 113)

Ausser bei *Trophon* und *Crepidula* kommen noch bei verschiedenen andern Arten mit gelblichen oder grünlichen Zelleinschlüssen versehene Konkrementzellen vor (vgl. p. 728 und Abb. 92 ff).

Um die Unterschiede zu *Trophon* zu zeigen, beschreiben wir die Ontogenese einer weiteren Art, obwohl uns deren genaue Bestimmung (*Bela*, *Mangelia*?) noch nicht möglich war.

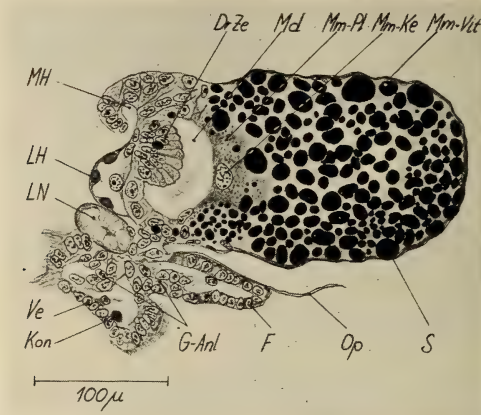


Abb. 7.

„Konkrementveliger“

Sagittalschnitt durch einen jungen Veliger.

Gelege:

Die 21 bis 92 Eier enthaltenden Kapseln gleichen den Gelegen von *Trophon*, sind aber kleiner (Durchmesser 1—2 mm) und mit kaum sichtbaren Profilierungen versehen.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die wie alle planktonischen Veliger aus verhältnismässig wenigen Zellen aufgebauten Embryonen sind dotterärmer als bei *Trophon*, was hier durch eine freilich wenig umfangreiche Aufnahme von Kapseleiweiss kompensiert wird. Der Dotter ist in zwei undeutlich voneinander abgegrenzten, sich durch eine stets darmwärts gelegene Plasmazone (mit Kern) gegen den Enddarm hin öffnenden Macromeren (Abb. 7 bis 9) und in wenigen Entodermzellen lokalisiert.

Die Resorption von Dotter und Eiweiss erfolgt — wie bei fast allen Prosobranchiern — in der Mitteldarmdrüse (deren zweiter Lappen bildet sich erst spät, wobei aber entgegen anderen Arten hier der Dotter stets in gelöster Form und nie als noch intakte Dotterplättchen ins Mitteldarmlumen abgegeben wird. Die Ein-

mündungsstelle des Oesophages in den Mitteldarm (Abb. 7) ist von grossen Drüsenzellen umstellt.

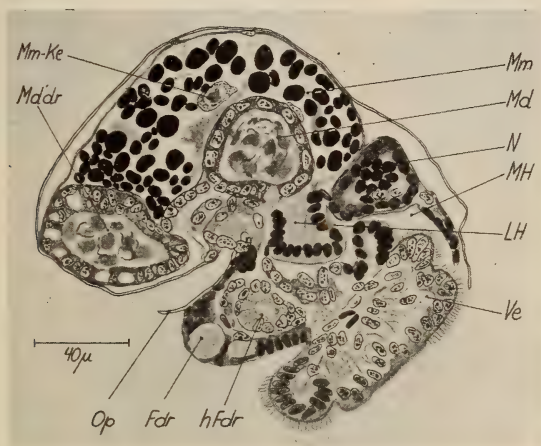


Abb. 8.

„Konkrementveliger“

Sagittalschnitt durch einen alten Veliger.

Von den oft mehrkernigen, mit peripheren und mehreren zentralen Vakuolen versehenen Larvalnieren (Abb. 10) ist die rechte häufig grösser. Hautvakuolenzellen sind nur schwach entwickelt.

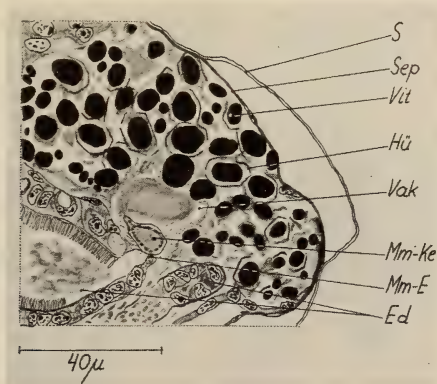


Abb. 9.

„Konkrementveliger“

Die in den Enddarm einmündende Macromere (alter Veliger).

Die sich rasch differenzierenden Veliger — die Entwicklung von Embryo und Velumanlagen bis zum fertigen Veliger erfordert nur 3 Tage — schlüpfen in ähnlichem Zustand wie Trophon; nur ist das Velum etwas kleiner und die abgesetzte Fuss-Spitze blasig aufgetrieben.

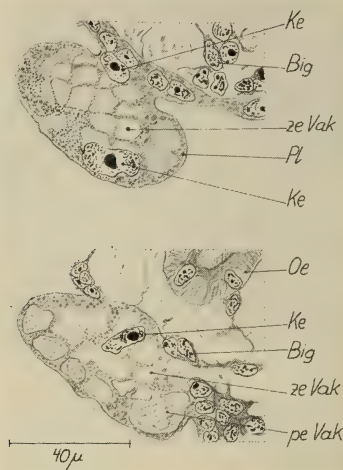


Abb. 10.

„Konkrementveliger“.

Zwei sich folgende Sagittalschnitte durch eine mehrkernige Larvalniere.

8. *Philbertia purpurea*

(Abb. 11 bis 14, 80, 108, 113)

Gelege:

Die mit sehr feinen Profilierungen ausgestatteten Fususähnlichen Laichkapseln messen etwa 4 mm im Durchmesser und besitzen nur eine kleine praeformierte Schlupföffnung. Die Eier (375 bis 597 pro Kapsel) sind locker in der anfänglich sehr zähflüssigen, später infolge Eiweissaufnahme durch die Veliger dünneren Kapselflüssigkeit verteilt. Auch hier füllen die auswachsenden Veliger mit der Zeit das Kapselinnere weitgehend aus.

Charakterisierung der Entwicklung.

Entgegen vielen anderen Prosobranchiergattungen verläuft die embryonale Entwicklung bei allen *Philbertia*-Arten ähnlich

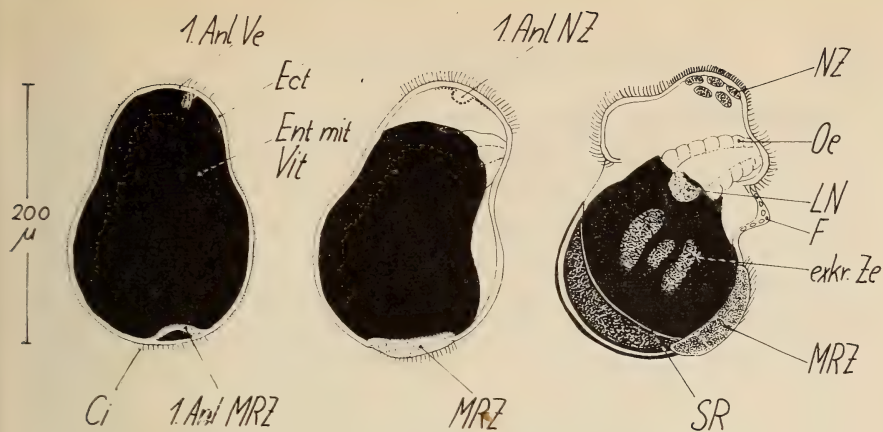


ABB. 11.

Philbertia purpurea.

Frühstadien.

Exkr. Ze: laterale Zellen von wahrscheinlich exkretorischer Funktion.

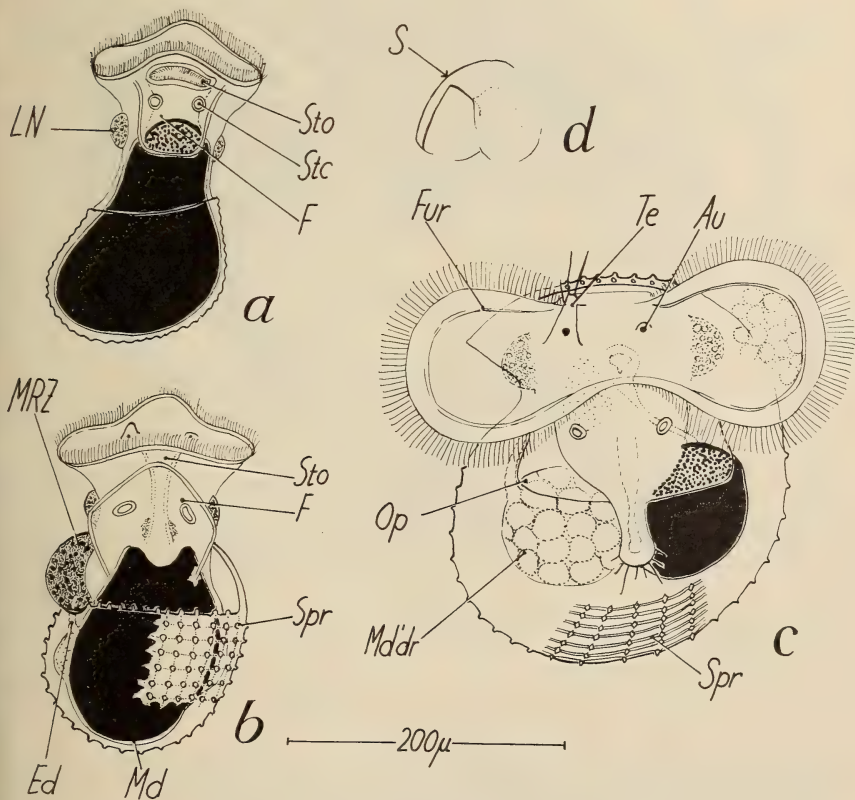


ABB. 12.

Philbertia purpurea.

Ältere Entwicklungsstadien des Veligers.

c: schlüpfreifer Veliger, d: dessen Schale.

(Tabelle IV); in der planktonischen postembryonalen Phase vor der Metamorphose zeichnet sich *Philbertia gracilis* durch ein besonders intensives Grössenwachstum aus.

Entgegen früheren Vermutungen (LEBOUR 1932-33) kommt bei *Philbertia* zwar ein gelegentlicher Kannibalismus, aber nie die Ausbildung von echten Nöhreiern vor. Der Keim nimmt nur eine verhältnismässig geringe Menge von Kapseleiweiss auf; der eigene Dotter ist gleichmässig auf die Entodermzellen verteilt, welche durch Teilungen aus den Macromeren entstanden sind (Abb. 13 und 14). Sowohl der im Mitteldarmlumen extrazellulär verflüssigte Dotter als auch das Eiweiss werden in den grossvakuoligen Zellen

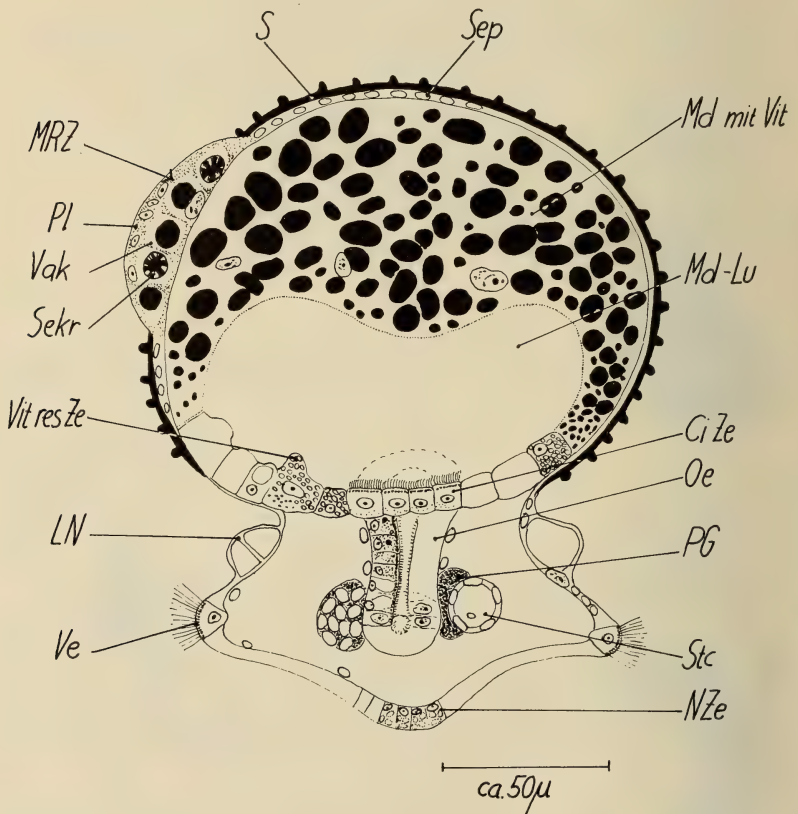


ABB. 13.

Philbertia purpurea.

Leicht schräger Frontalschnitt durch den jungen Veliger (schematisch).

der Mitteldarmdrüse resorbiert. Im Gebiet der Oesophageinmündung finden sich grosse Drüsenzellen (Abb. 14).

Hautvakuolenzellen sind auf der Kopfblase sowie auf dem Mantelrand entwickelt. Die sonst bei keinem anderen planktonischen Veliger derart stark ausgebildeten Mantelrandzellen lassen sich in den ersten Anlagen schon bei Frühstadien nachweisen (Abb. 11 ff.). Diese zeichnen sich übrigens durch im Gebiet der späteren Schale gelegene Cilien aus. — Die Larvalnieren bleiben klein.

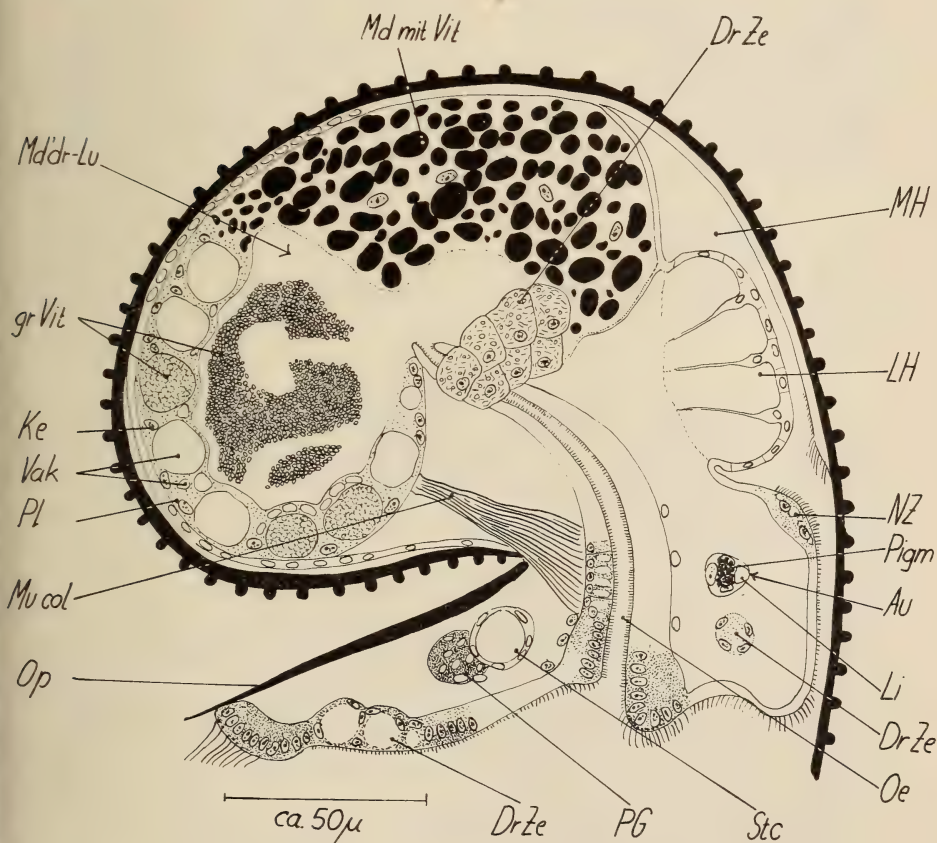


ABB. 14.

Philbertia purpurea.

Schräger Sagittalschnitt durch den schlüpfreifen Veliger (schematisch). Verschiedene Organe (Cerebralganglion, Enddarm, Exkretionsorgane, etc.) sind dabei nicht getroffen.

Schlüpfzustand.

Das Velum ist erst schwach entwickelt (Abb. 12c); dagegen ist die rote, fast undurchsichtige Schale, welche die Mantelhöhle seitlich stark überlappt (Abb. 12d) und zwischen 208-234 μ (Extremwerte 181 und 247 μ) lang ist, bereits stark profiliert.

Die Eingeweide — der Mitteldarm steht noch in weiter Verbindung mit den Lebersäcken — füllen die Schale nur noch teilweise aus. Eine Radula ist nicht entwickelt; der Veliger wird sich deshalb in der ersten postembryonalen Zeit aus dem erst zur Hälfte abgebauten Protoleceith ernähren.

Larvalniere und Larvalherz funktionieren noch gut, während die Hautvakuolenzellen reduziert sind. Von den definitiven Organen sind nur die mit braunen Konkrementen gefüllte Niere, sowie das pulsierende Herz vorhanden.

9. *Crepidula fornicata*

(Abb. 15, 82c, 108)

Gelege:

Die ursprünglich flach-dreieckigen, später ballonförmig aufgetriebenen Beutelkokons (Durchmesser 2—4 mm) enthalten 200—400 Eier. 60—80 solcher Kapseln sind mittels einer gemeinsamen Haftplatte im Brutraum des sessilen, konsekutiv hermaphroditen Weibchens befestigt. Der Aufenthalt im Brutraum ist zur normalen Entwicklung der Keime unbedingt nötig.

Charakterisierung der Entwicklung

Die mit olivgrünen velaren Konkrementzellen versehenen, sehr grossen Veliger schlüpfen nach einer kurzen Entwicklungszeit (3—4 Wochen im Frühling, 10—14 Tage im Sommer). Ihr weit entwickelter Zustand muss wahrscheinlich auf die schon von CONKLIN nachgewiesene Eiweissaufnahme zurückgeführt werden. Der eigene Dotter ist gleichmässig in den vier grosskernigen Macromeren verteilt, welche lange ungeteilt bleiben. Die öfters vorkommenden abnormen Larven werden von ihren normalen Geschwistern aufgefressen (McMURRICH 1886).

Ektodermale Hautvakuolenzellen fehlen; zwischen den Tentakeln liegen aber subepidermale vakuolenreiche Zellen.

Schlüpfzustand

Im Schlüpfmoment (Schalenlänge 2,6 bis 3,6 mm) sind die Larvalnieren bereits reduziert; das Larvalherz bleibt in einer Übergangsphase,

gemeinsam mit dem definitiven Herz schlagend, noch längere Zeit tätig. Die Torsion ist beendet und sämtlicher Dotter resorbiert (vgl. den Unterschied zu *Nassa reticulata*). Viele weitere definitive Organe sind bereits angelegt, wie der Radulasack, der Kristallstielsack des Magens, die zwei Säcke der Mitteldarmdrüse (der rechte kleiner), die Niere, die Kieme, das Osphradium, etc.

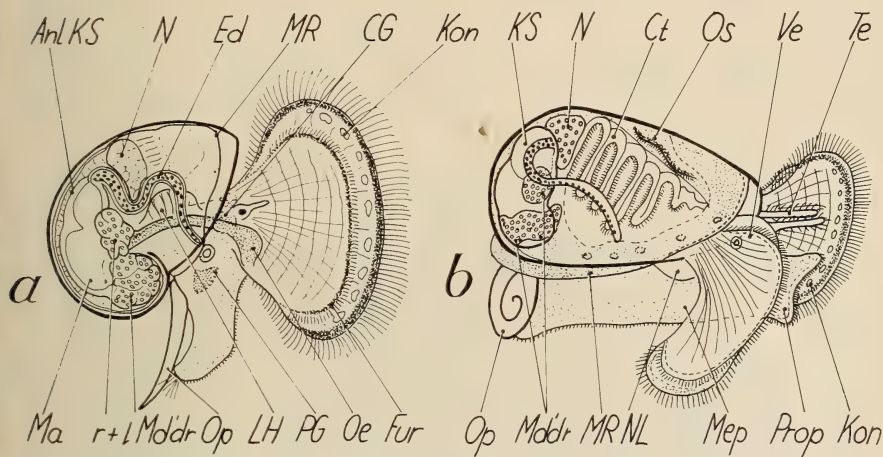


Abb. 15.

Crepidula fornicata.

Entwicklungsstadien (nach WERNER 1955).

a: Veliger kurz nach dem Schlüpfen,
b: Veliconcha. — NL: Nackenlappen.

Nach einer kurzen, 10- bis 20-tägigen (gelegentlich bis 35-tägigen (CHIPPERFIELD)) Veligerphase (mit weiterer Vergrößerung des Velums, Ausbau von Fuss und Nervensystem und Reduktion des Larvalherzens) und nach dem teils kriechenden, teils schwimmenden Zwischenstadium der Veliconcha (Abb. 15) läuft die nur eine halbe bis zu einer Stunde währende Metamorphose ab, welche vom Festsetzen gefolgt wird. Sie umfasst den Abwurf von Operculum und Velum (an praeformierter Risstelle), wobei letzteres in der Regel nicht aufgefressen wird.

b) ALS KRIECHSTADIUM SCHLÜPFEND

10. *Crepidula adunca*

(Abb. 16)

Bei den verschiedenen *Crepidula*-Arten kommen stark unterschiedliche Eigrößen und Schlüpfstadien vor (Tabelle V).

Bei *Crepidula adunca* enthält eine Kapsel nur 15 bis 25 Eier, welche aber mehr als den doppelten Durchmesser der Eier von *Crepidula fornicata* besitzen. Vor allem der Reichtum an Dotter, welcher in den sich bei der Entodermbildung aber bald weiter teilenden Macromeren eingelagert ist, erlaubt den Verzicht auf eine freie Veligerphase. Mit Aus-

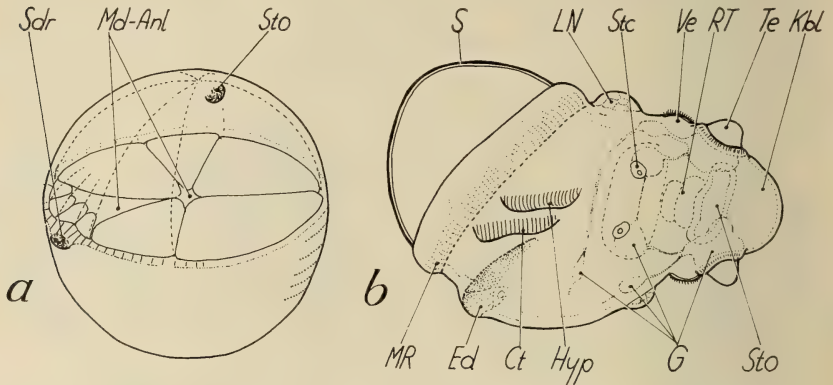


ABB. 16.

Crepidula adunca.

Zwei Entwicklungsstadien (schematisiert nach MORITZ 1939).

- a: Stadium der Invagination der Schalendrüse (Lateralansicht mit nach oben gerichteter Ventralseite).
 b: Stadium der Tentakelanlagen (von dorsal); das Velum hat seine grösste Ausdehnung erreicht.

nahme des sehr rudimentären, maximal vier Zellbreiten umfassenden Velums werden aber viele transitorische Organe angelegt, wie Larvalniere, Larvalherz und Kopfblase. Ausser den Gonaden, den Kiefern und den Speicheldrüsen legen sich alle definitiven Organe inklusive dem Penis schon während der Embryonalzeit an, wobei das Osphradium zuletzt auftritt und der Enddarm relativ spät durchbricht.

C. Formen mit intensiver Eiweissaufnahme

(ALS VELICONCHA ODER KRIECHSTADIUM SCHLÜPFEND)

11. *Lacuna pallidula* und *Littorina obtusata*

(Abb. 17, 18, 80, 82b, 102c, 103, 108, 113)

Wir verdanken HERTLING-ANKEL die Berichtigung der vielfach falschen Gelegebestimmungen dieser sehr ähnlichen und deshalb hier gemeinsam behandelten Arten.

Beide Vertreter der Littorinaceen besitzen dotterreiche Eier, was ihnen zusammen mit den beträchtlichen Eiweissreserven ein Schlüpfen im Kriechstadium (mit völlig resorbiertem Protolecith) erlaubt. Die kleineiigen Formen, bei denen zudem die eiweisshaltige Kapselflüssigkeit nur der Osmoregulation zu dienen scheint (HERTLING 1928/30), schlüpfen dagegen als Veliger (Tabelle VI).

Gelege:

Die aus der primären Eihaut und dem Chorion bestehenden, stark eiweisshaltigen Eihüllen beherbergen nur einen Embryo; sie werden durch Gallertmassen zu grösseren Gelegen vereinigt.

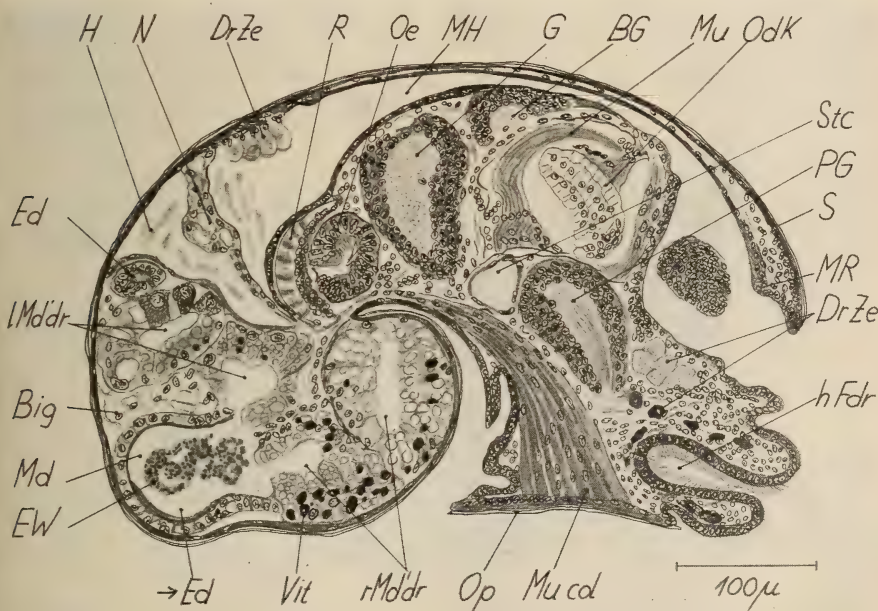


ABB. 17.

Lacuna pallidula.

Sagittalschnitt durch einen alten Embryo in Metamorphose.
Man beachte die umfangreiche Mundapparatur.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die Eiweissaufnahme setzt schon bei der Gastrula ein. Diese besitzt infolge der dotterreichen, durch Teilungen aus den Macro-meren entstandenen Entodermzellen ähnlich wie bei Melaniden (RAMAMOORTHY) nur ein sehr enges Urdarmlumen.

Dem Veliger kommen mit Ausnahme der Kopfblase alle larvalen Organe zu; die Larvalnieren bleiben aber klein. Die Hautvakuolenzellen sind besonders auf Kopf und Fuss gut ausgebildet; auch die Velarrandzellen sind gross. — Im Laufe der raschen Entwicklung erscheinen bald alle adulten Organe.

Der Bau des komplizierten, aber keine transitorischen, für die Eiweiss-Resorption spezialisierten Organe aufweisenden Verdauungstraktes sei anhand eines sich umwandelnden Veligers geschildert, bei welchem sich nur noch vereinzelte Dotterreste in der Mitteldarmdrüse nachweisen lassen (Abb. 17).

Der mit verschiedenen Taschen versehene Stomodealraum liegt über der papillenförmigen, mit vielen Muskelsträngen und mit einem paarigen Zungenknorpel ausgestatteten Zunge. Infolge des sehr engen, nur Oesophag und Musculus columellaris enthaltenden



ABB. 18.

Littorina obtusata.

Flächenschnitt der Mitteldarmdrüse eines alten Embryos.

Verbindungsstückes zwischen Kopffuss und Eingeweidesack verläuft die Radulatasche spiralig. Sie umschliesst eine sehr lange Radula. Auch die zwei gleich grossen, nach *Delsman* aus einer primär unpaaren Anlage entstandenen Säcke der Mitteldarmdrüse sind gewunden und umfassen verschiedene, funktionell differenzierte Zelltypen (Abb. 18):

1. Zellen mit Eiweissvakuolen;
2. wenige Zellen mit Dottervakuolen;
3. Sekretzellen mit auf Schnitten intensiv angefärbtem Plasma; von meist merocriner, z.T. auch holocriner Natur;
4. kleine undifferenzierte Zellen an der Spitze des rechten Lebersackes.

Die hohen polygonalen Vakuolenzellen lassen nur ein kleines Lumen frei.

Der Mitteldarm ist von typischem Bau; dagegen fehlt dem oft mit Eiweiss-Substanzen (speziell gegen den Mitteldarm zu) gefüllten Enddarm, welcher sich erst während der Torsion nach aussen öffnet, die Pigmentierung.

Schlüpfzustand.

Die mit einem stark reduzierten Velum und mit einer Schalenwindung versehenen Kriechstadien sollen laut DELSMAN sofort fressen.

12. *Nassa reticulata*

(Abb. 19, 20, 27, 80, 108)

Die Ontogenese dieser als Veliger schlüpfenden *Nassa*-Art (vgl. Tab. VII) kann in evolutiver Hinsicht als Vorstufe zu *Nassa mutabilis* betrachtet werden. Wir behandeln sie deshalb erst an dieser Stelle, obwohl sie infolge ihrer geringen extraembryonalen Nährstoffe weiter vorne rangieren müsste.

Gelege:

Die 50-352 Eier (Durchmesser 160 μ) enthaltenden Kapseln sind nach dem gleichen Prinzip wie bei *Nassa mutabilis* gebaut; ihre Oberfläche ist aber glatt.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die gesamte innere Anatomie, inklusive der freilich plasmaärmeren Macromere 4D, entspricht den bei *Nassa mutabilis* geschilderten Verhältnissen (vgl. z.B. Abb. 20).

Infolge der bescheidenen Eiweissaufnahme erfolgt das Schlüpfen bereits im Stadium des mit noch reichlichen Dotterreserven ver-

sehenen praetorsionalen Veligers, welcher aber bereits eine definitive Niere besitzt. Das im Gegensatz zu *Nassa mutabilis* pigmentierte Velum bleibt noch klein; die 236-367 μ (im Mittel 290 μ) lange Schale ist mit einem Schalensporn versehen. Wie ein

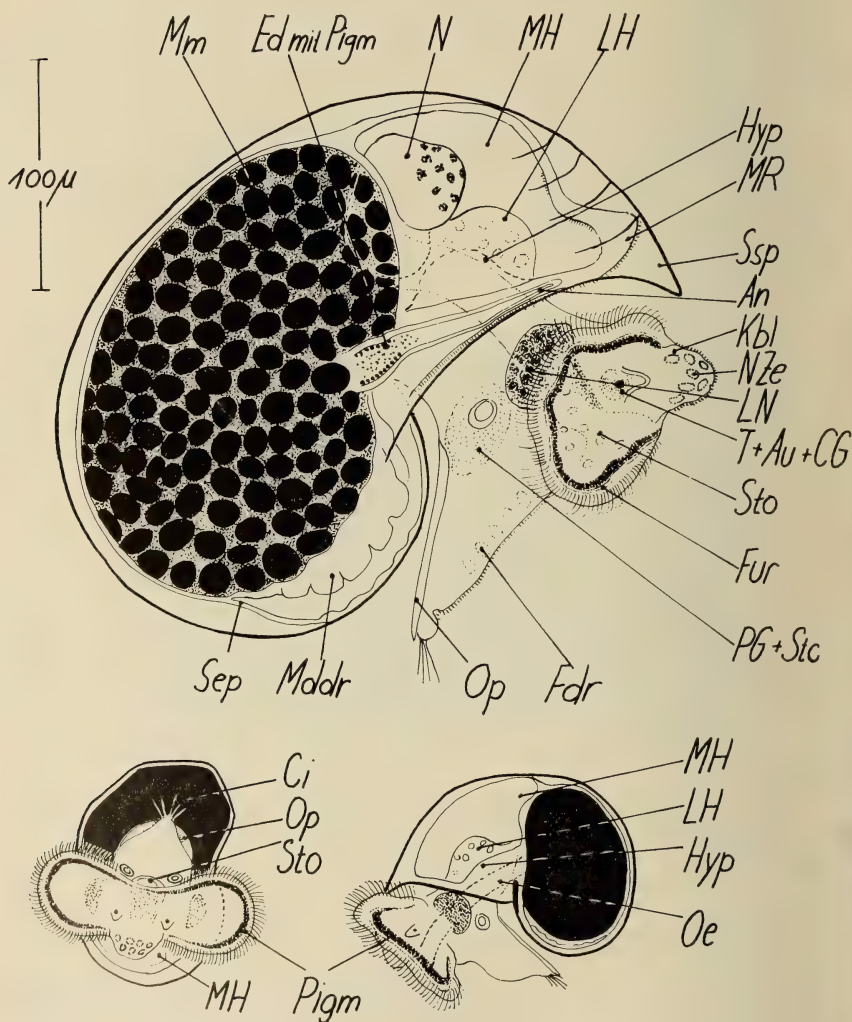


ABB. 19.

Nassa reticulata.

Frisch geschlüpfte Veliger (unten stark verkleinert).

Vergleich der Abb. 19 und 24 ergibt, entspricht das Schlüpfstadium einem *Nassa mutabilis*-Veliger nach der halben Embryonalzeit. Bei einigen weiter entwickelten Veligern finden sich zudem schon die Anlagen der ersten Pallialorgane (Osphradium, Hypobranchialdrüse). In der etwa zwei Monate währenden planktontischen Postembryonalphase wird das Velum beträchtlich vergrößert (Abb. 27).

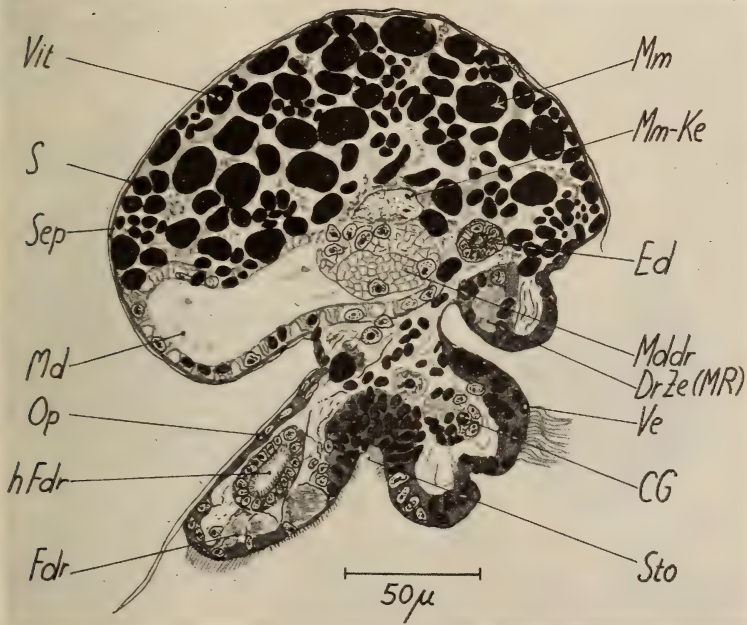


Abb. 20.

Nassa reticulata.

Sagittalschnitt eines schlüpfreifen Veligers.

Die Torsion ist beendet und die Metamorphose in vollem Gang. So sind etwa die Larvalnieren weitgehend reduziert; die bereits tätige definitive Niere ist mit weissen Konkrementen gefüllt. Die Kiemenanlage hat 10—12 Kiemenblättchen ausgebildet, die Pallialorgane sind angelegt und das definitive Herz pulsiert. Auf die beträchtlichen Dotterreserven in der 4D-Macromere wurde schon hingewiesen.

13. *Nassa mutabilis*

(Abb. 21 bis 27, 80, 81*d*, 113)

Gelege:

Die transparenten, urnenförmigen Kapseln sind auf Vorder- und Rückseite stark zusammengepresst und besitzen oben eine leicht abgebogene und durch einen dicken Pfropf verschlossene Schlupföffnung. Besonders auf den Seitenteilen der Kapsel erheben sich kompliziert geformte, spitzenartig gekräuselte Bänder und Leisten (vgl. ANKEL 1929). Die einzelnen Kokons werden durch eine durchgehende basale Leiste zu grösseren Gelegen aufgereiht. Eine Kapsel enthält zwischen 9 bis 27, meist aber etwa 16 bis 21 Eier, welche einen Durchmesser von 500 μ aufweisen.

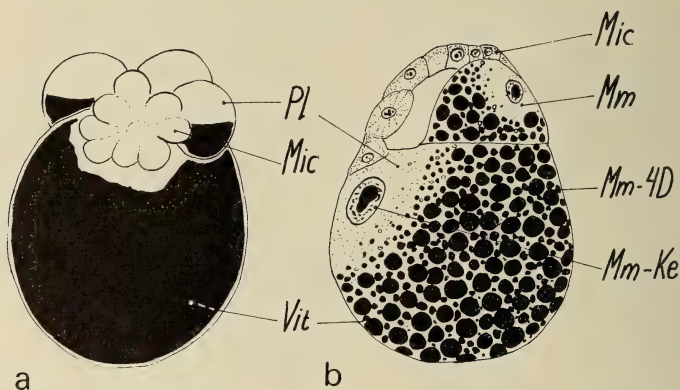


ABB. 21.

Nassa mutabilis.

Furchungsstadium mit dominierender 4D-Macromere.

a: Totalansicht,

b: Schnitt (nach HOFFMANN 1902).

Charakterisierung der Entwicklung.

Die Spezialisierung ans Kapselleben ist gross; frühe Veliger gehen bei Kontakt mit Meerwasser sofort zugrunde. Die Hautvakuolenzellen aller drei Zonen sind gut ausgebildet; die Nackenzellen sitzen auf einem vorstülpbaren Sockel (Abb. 22).

Alle larvalen Organe sind vorhanden, das Velum bleibt aber lange klein (Abb. 22) und erreicht erst vor dem Schlüpfen beträchtliche Dimensionen und die angedeutete Vierlappigkeit (Abb. 24).

Die Ernährung ist eine doppelte. Der Protoleith wird anfänglich auf die vier Macromeren (Abb. 21) verteilt, wobei dann aber bald aller Dotter auf die hochspezialisierte 4D-Macromere konzentriert wird. Sie umgibt bei jüngeren Veligern den ganzen Mitteldarm (Abb. 23), was diesen äusserlich ein dem Nähreiertyp ähnliches Aussehen verleiht. Beim Dotterabbau scheint der 4D-Kern eine wichtige regulatorische Rolle (HOFFMANN) zu spielen (Abb. 21-26).

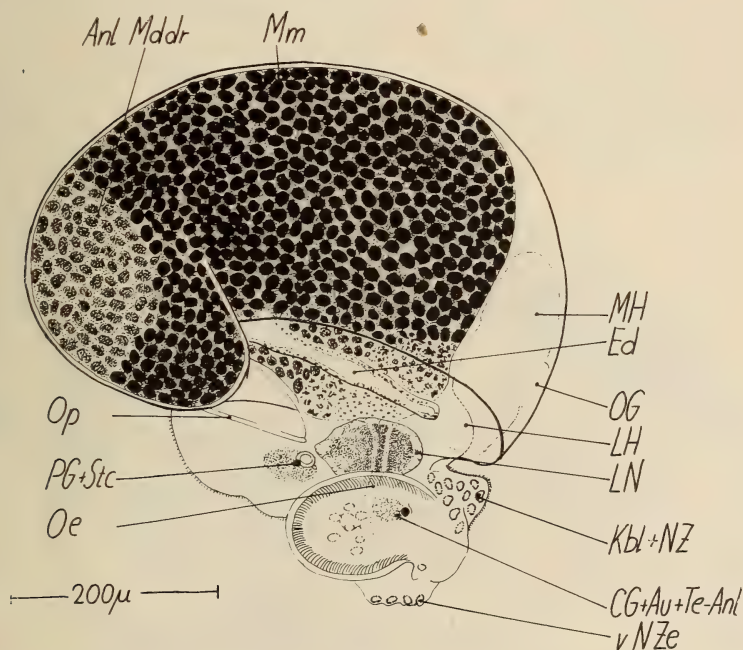


ABB. 22.

Nassa mutabilis.

Mittlerer Veliger (von lateral).

Die intensive Eiweissaufnahme hat im Vergleich mit anderen Albumin-Spezialisten nur geringe Auswirkungen auf die Anatomie des Veligers:

1. Eine Retardierung der Entwicklungsprozesse findet nicht statt; die Radulatasche wird schon früh angelegt;
2. eine transitorische Verschlussmöglichkeit des Oesophages („bourrelet de fermeture“ von *Fusus*) fehlt;

3. ein spezieller Albumensack wird nicht ausgebildet; alle Nährstoffe werden in den zwei schon früh angelegten Lebersäcken resorbiert.

Bezüglich der Ernährung lassen sich drei Phasen unterscheiden:

1. Bis zum Durchbruch des Stomodaeums wird ausschliesslich der eigene Dotter resorbiert;
2. die weitere Embryonalzeit bis zum Schlüpfen steht im Zeichen einer intensiven Eiweiss-Aufnahme; der Abbau der noch beträchtlichen Protoleith-Reserven ist sistiert;
3. der restliche Dotter wird erst in der Postembryonalzeit verarbeitet, wobei infolge der bereits entwickelten Radula zusätzlich auch schon fremde Nahrung aufgenommen werden kann.

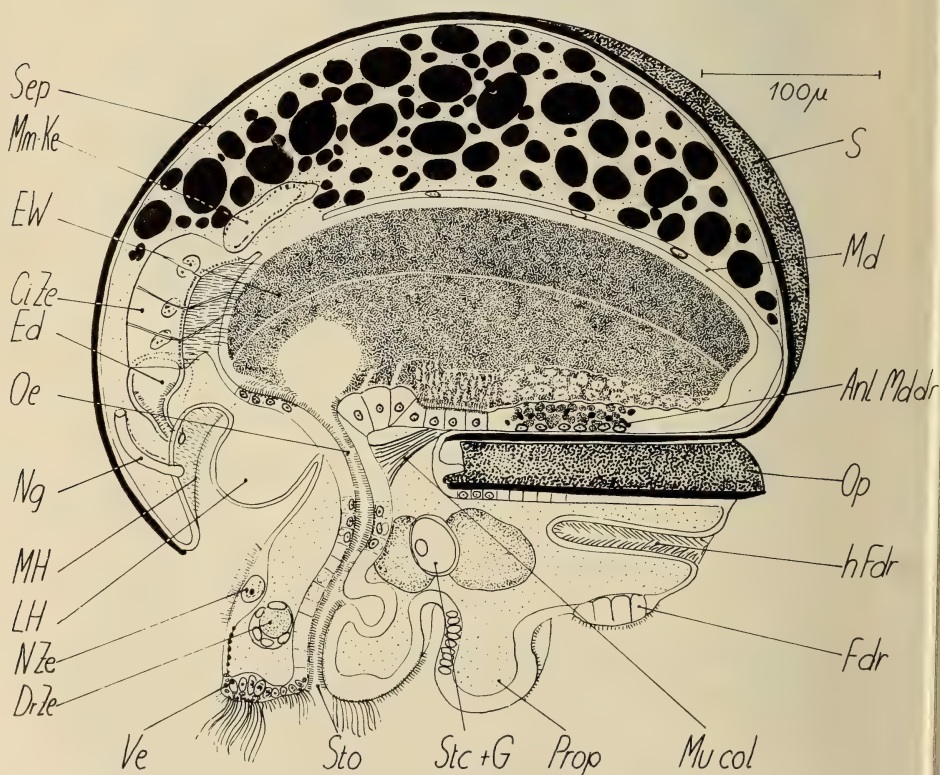


ABB. 23.

Nassa mutabilis.

Sagittalschnitt durch einen jüngeren Veliger (schematisch).

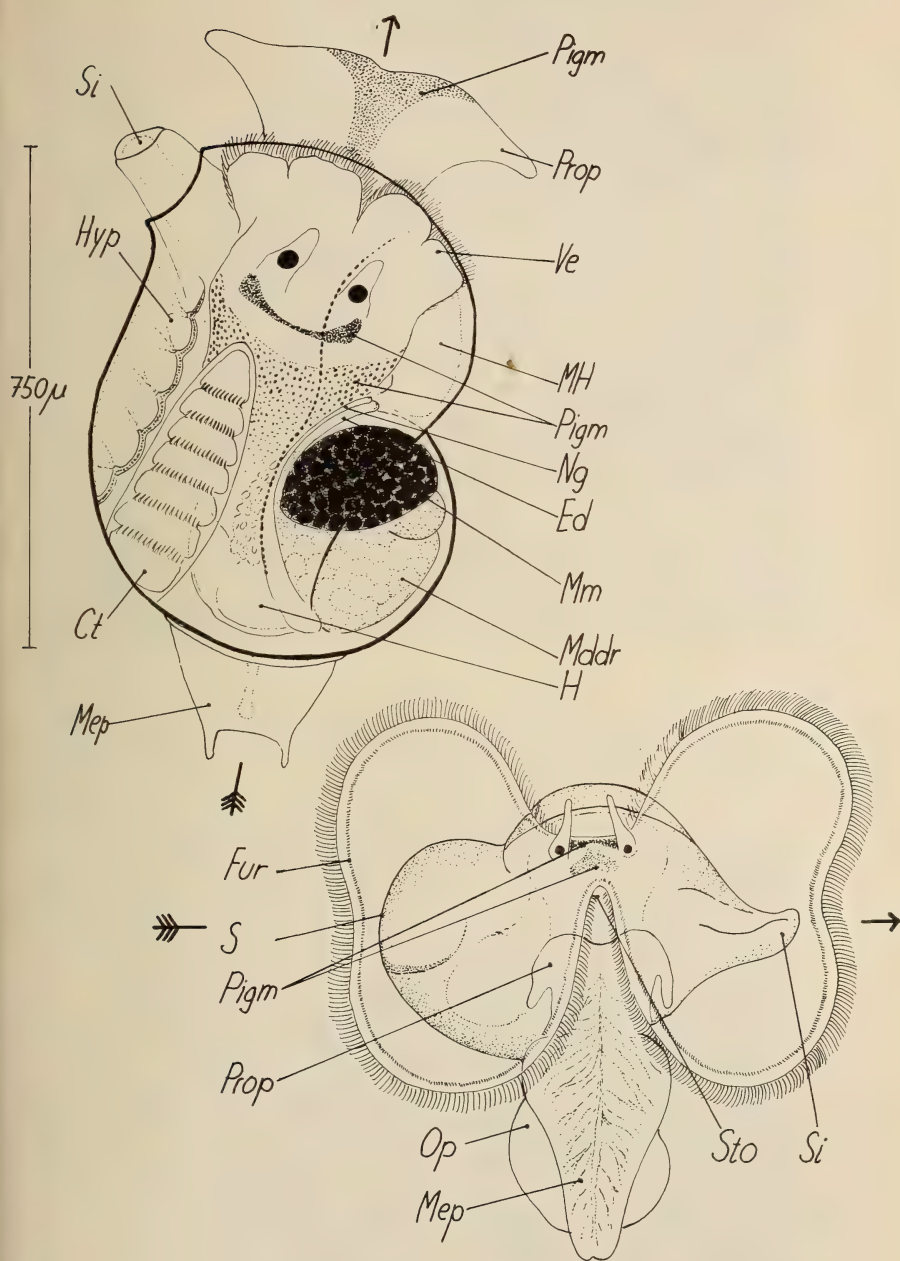


ABB. 24.

Nassa mutabilis.

Veliconcha, oben kriechend (von dorsal), unten schwimmend (von ventral).



ABB. 25.

Nassa mutabilis.

Sagittalschnitt der Veliconcha. Man beachte die sich an einer schmalen Stelle ins Darmlumen öffnende Macromere.



ABB. 26.

Nassa mutabilis.

Sagittalschnitt der Macromere der Veliconcha.

Schlüpfzustand.

Die reiche Eiweissaufnahme gestattet ein Schlüpfen als Veliconcha (Schalenlänge $750\ \mu$), welche zwar noch ein voll entwickeltes Velum besitzt, aber meist mit in die Mantelhöhle retrahiertem

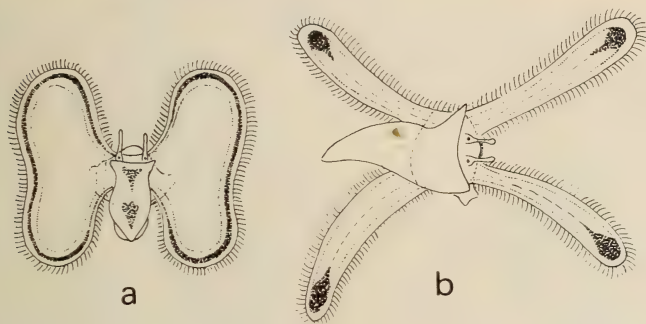


ABB. 27.

Alte planktonische Veliger von *Nassa reticulata* (a) und *Nassa incrassata* (b) mit umfangreicher Pigmentierung.

Velum herumkriecht und bald die benthische Lebensweise aufnimmt (Abb. 24). Der mit einem grossen Propodium versehene Fuss ist voll entwickelt; das Metapodium zeigt bereits die zwei für die adulte *Nassa* typischen caudalen Fortsätze.

14. *Fusus spec.*

(Abb. 28 bis 32, 102a, 108, 113)

(Wahrscheinlich handelt es sich um *Fusus syracusanus*)

Gelege:

Die Oberfläche der linsenförmigen, mit einer zentralen Schlüpföffnung und seitlichen praeformierten Riststellen versehenen Kapsel ist völlig glatt. Der totale Durchmesser beträgt um die 8 bis 9 mm; die Masse des Innenraumes können zwischen 3,3 und 6,5 mm für die Länge und zwischen 3,1 und 5,5 mm für die Breite schwanken.

Die 3 bis 21 (meist 7—12) Eier besitzen orangen Dotter, sind längs-oval und von ziemlich unterschiedlicher Grösse (538 bis $675\ \mu$ lang, 400 bis $500\ \mu$ breit). Sie werden durch die im Gegensatz zu allen anderen linsenförmigen Gelegen nicht klare, sondern weisse und undurchsichtige zähe Eiweissmasse — welche sich erst nach der Albuminaufnahme klärt — meist im Kapselzentrum fixiert.

Charakterisierung der Entwicklung.

Wie bei *Nassa mutabilis* wird intensiv Eiweiss und Proteocith verarbeitet, wobei auch hier beträchtliche Dotteranteile erst nach der Metamorphose und postembryonal bewältigt werden.



ABB. 28.

Fusus spec.

Sagittalschnitte durch zwei Frühstadien.

a: vor der Eiweissaufnahme,

b: in der Frühphase der Eiweissaufnahme.

Zg: Zellgrenze zwischen den Macromeren.

Der Dotter ist in den vier gleich grossen Macromeren konzentriert (Abb. 29a); infolge des unterschiedlichen Anfärbungsverhaltens des 4D-Kerns scheint aber die 4D-Macromere physiologisch anders differenziert zu sein. Beim spätembryonalen Dotterabbau, der von einer durch Bläschenbildung und Aufteilung des Chromatins eingeleiteten Kerndegeneration (bei 4D etwas retardiert) und

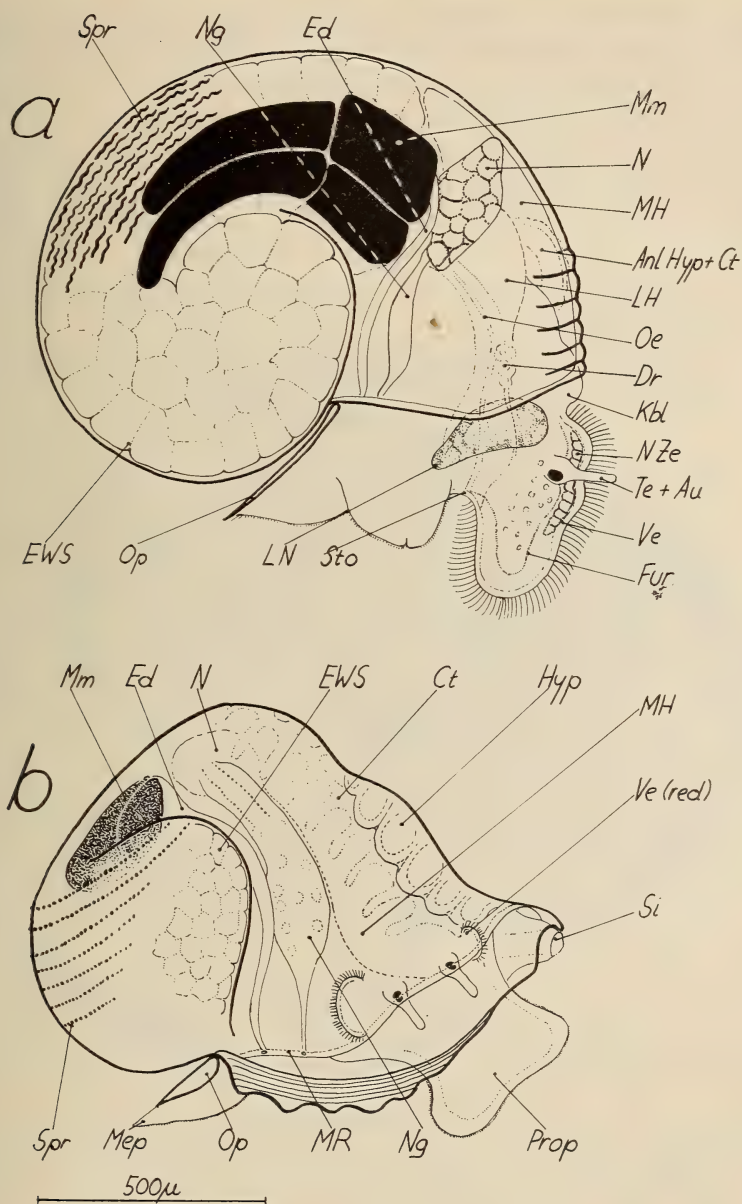


ABB. 29.

Fusus spec.

Entwicklungsstadien (schematisch).

a: Veliger mit beginnender Metamorphose,*b*: Embryo kurz vor dem Schlüpfen.

einer Auflösung der Zellgrenzen der Macromeren begleitet ist, werden Dottersubstanzen ins Lumen der Mitteldarmdrüse abgegeben (Abb. 32), von wo aus gemeinsam die Resorption von Eiweiss- und Dottersubstanzen erfolgt.

Die ganze Anatomie wird durch die schon praetorsional einsetzende Eiweissaufnahme (Abb. 28 ff.) beeinflusst. Viele Körperzellen enthalten zu diesem Zeitpunkt noch Protolecith; die Statocysten sind angelegt, noch nicht aber die Ganglien. In der Folge wird die Differenzierung von Nervensystem, Stomodaeum und Mitteldarm retardiert.

Der „bourrelet de fermeture“ (PORTMANN 1955), eine oesophageale, aus hohen vakuolösen Zellen bestehende Verdickung (Abb. 28)

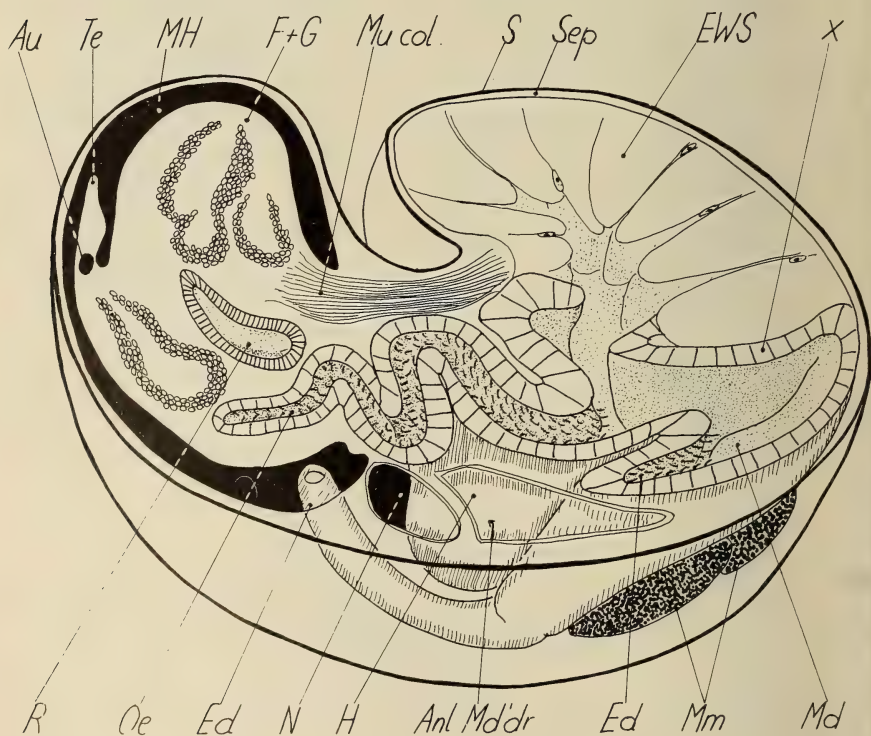


Abb. 30.

Fusus spec.

Sagittalschnitt durch einen älteren Veliger (schematisch).
Das Epithel der Mitteldarmdrüse hat noch keine Vakuolen
zur Eiweissverdauung ausgebildet.

ermöglicht den Verschluss der Mundregion und erleichtert dadurch die Schluckbewegungen. Auch die oesophagealen Cilien fördern den Transport des Eiweisses in den grossen unpaaren später in der Schalenwindung liegenden Eiweissack (= Albumensack). Dieser besteht aus riesigen, im Gegensatz zu den Pulmonaten (vgl. BLOCH) stets voneinander isolierten Vakuolenzellen (Abb. 30 ff).



ABB. 31.

Fusus spec.

Sagittalschnitt durch ein frisch geschlüpftes Jungtier.

Die Sekretzellen des rechten Sackes der Mitteldarmdrüse sind auf die apicale Partie beschränkt, während das restliche Epithel und auch die basalen Partien des linken Sackes der Resorption v. a. des Eiweisses dienen.

Der Eiweissack ist, wie neueste, später detailliert zu publizierende Befunde zeigen, kein isoliertes Organ, sondern der Spitze des linken Sackes der Mitteldarmdrüse homolog (vgl. p. 755). Während der Metamorphose entwickeln sich in seinem gegen den Mitteldarm zu gelegenen Epithel Vakuolenzellen, die sich sackartig leicht von den Albuminzellen absnüren und das aus dem Eiweissack — der nur

zur Speicherung zu dienen scheint — stammende Eiweiss resorbieren (Abb. 31). Der wesentlich kleinere rechte Lebersack besteht ursprünglich aus vielkernigen, schon früh in den Albumensack sezernierenden Zellen. Später beschränken sich diese Drüsenzellen auf eine kleine apicale Zone; das ganze übrige vakuolöse Epithel dient zur Aufnahme der Eiweiss- und Dottersubstanzen.

Wie die besonders bei Frühstadien ausgeprägten Hautvakuolenzellen (Abb. 102), die grosse Kopfblase (Abb. 29a), das Larvalherz und die aus mehreren Zellen zusammengesetzten Larvalnieren zeigen, sind die Anpassungen ans Kapselleben gross. Schon weit entwickelte Metamorphose-Stadien mit beginnendem Abbau des nie gross werdenden Velums sterben im freien Meerwasser innerhalb einer halben Stunde.

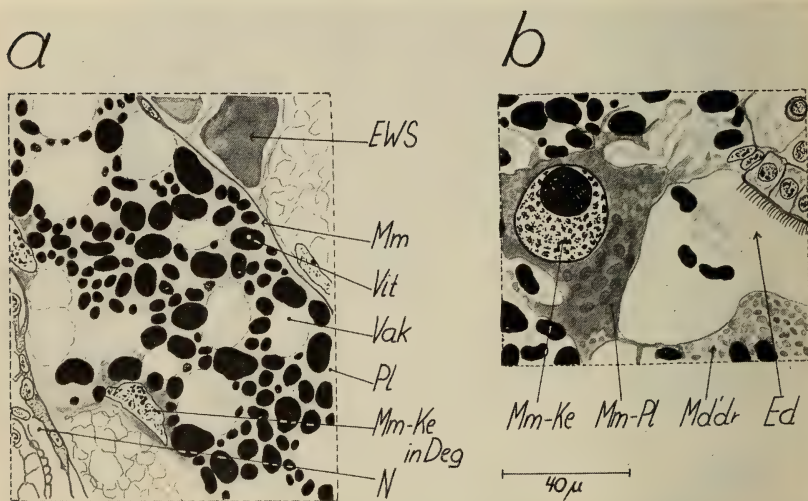


ABB. 32.

Fusus spec.

Schnitte durch Macromeren von alten Embryonen.

a: mit degenerierendem Kern und grossen Vakuolen im Macromerenplasma, b: Kern noch intakt. Man beachte die sich gegen das Enddarmlumen zu öffnende Macromere.

Schlüpfzustand.

Die mit reichen Dotter- und v.a. Eiweiss-Reserven versehenen und damit in Bezug auf Mitteldarm und Leber noch sehr embryonalen

Kriechstadien (ihre Schalenlänge variiert in Abhängigkeit zur Embryozahl in der Kapsel zwischen 1125 und 1625 μ) bleiben nach der durch Fermente erfolgten Auflösung der Schlüpföffnung noch längere Zeit in der Kapsel, wie dies u.a. auch für *Pisania* gilt.

Alle larvalen Organe sind abgebaut, die reich profilierte, schon fast undurchsichtige Schale, die Pallialorgane und die mit einer Rüsseltasche versehene Mundregion wohl entwickelt. Der Nierengang ist sackartig erweitert (Abb. 29b), ohne freilich einen abgegliederten Konkrementsack in der Art von *Ocinebra* zu bilden.

15. *Pomatias elegans*

(Abb. 33, 34, 113)

Gelege:

Bei diesem Land-Prosobranchier sind die 140 μ im Durchmesser aufweisenden Eizellen von einer riesigen Eiweissmasse umgeben (Durchmesser 2000 μ !), was durchaus Pulmonaten-Verhältnissen entspricht.

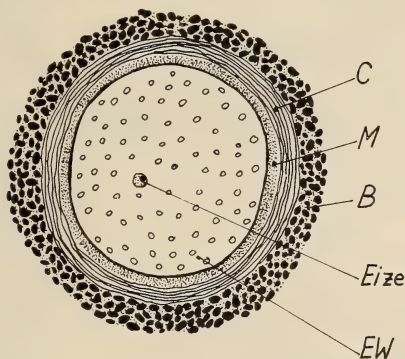


ABB. 33.

Pomatias elegans.

Querschnitt durch eine Eikapsel (nach CREEK 1951/52).

C: Conchiolinfasern im Mucus;

M: innere mucöse Schicht;

Bodenpartikel, Eize: Eizelle.

Verschiedene mucöse, aussen mit Bodenpartikel durchsetzte Gallertschichten (Abb. 33) schützen das Ei vor Austrocknung. Zudem werden die Einzeleier nach der Ablage vom Weibchen noch mit Erde überdeckt.

Charakterisierung der Entwicklung

Die über 3 Monate dauernde Entwicklung führt über ein hochgradig modifiziertes Veligerstadium (ohne Larvalherz und Larvalnieren) zur jungen, sehr zellenreichen Schnecke.

Die zur Eiweiss-Resorption dienende, schon früh stark ausgeprägte und nach der 8. Woche in Denegeneration übergehende cephal Masse (Abb. 34) hemmt beträchtlich die Ausdifferenzierung der übrigen Organe, namentlich der visceralen Masse. Sie besteht aus vielleicht als hochspezialisierte Nackenzellen zu deutenden, grossen, das Eiweiss aufnehmenden Vakuolenzellen. Median und lateral finden sich sehr kurze Cilien, welche eine Rotation des Embryos durchs Eiweiss ermöglichen. Seitlich der cephalen Masse liegen mit Vitalfarbstoffen anfärbbare, laut CREEK eventuell als Akkumulationsnieren funktionierende Zellen.

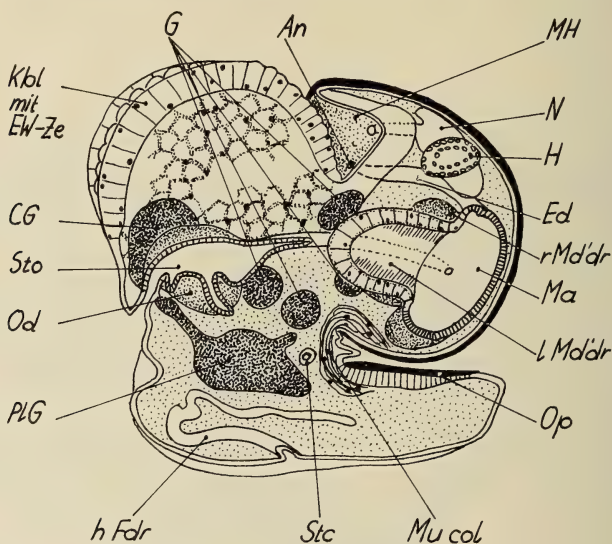


ABB. 34.

Pomatias elegans.

Sagittalschnitt durch die rechte Körperhälfte des späten Veligers (schematisiert nach CREEK 1951/52).

Trotz seinem komplizierten Bau (Chitinkante im Magen, „style sac“ im Enddarmgebiet) ist der Darm schon früh entwickelt; die Radulatasche (mit Odontophoren), die Buccalhöhle und die bis in die Nähe der cephalen Masse reichende linke Leberanlage treten schon praetorsional auf. Die Mitteldarmdrüse dient als transitorisches Organ der Eiweissresorption, wird aber in den letzten zwei Embryonalwochen noch in die histologische Adultstruktur übergeführt, was in grossem Gegensatz zur Entwicklung der marinen Prosobranchier steht.

D. Formen mit Nöhreier-Aufnahme (Adelphophagie)*(fast immer im Kriechstadium schlüpfend)***a) NÖHREIER MIT HILFE DER VELARCILIEN ABGEBAUT****16. Bursa spec.**

(Abb. 35 bis 37, 80, 110)

Wir gelangten in Banyuls leider nur einmal in den Besitz einiger aus 60 bis 80 m Tiefe stammender Laichkapseln. Infolge des geringen Materiales konnte daher die Entwicklung nur bis zum Veliger verfolgt werden. — Unsere Proben wurden von THORSON als *Bursa (Ranella) spec.* determiniert.

Gelege:

Die transparenten, fingerförmigen, etwa 16 mm hohen Kapseln besitzen keine praeformierte Schlupföffnung und sind auf einer faltigen Grundplatte zu grösseren Gelegen vereinigt.

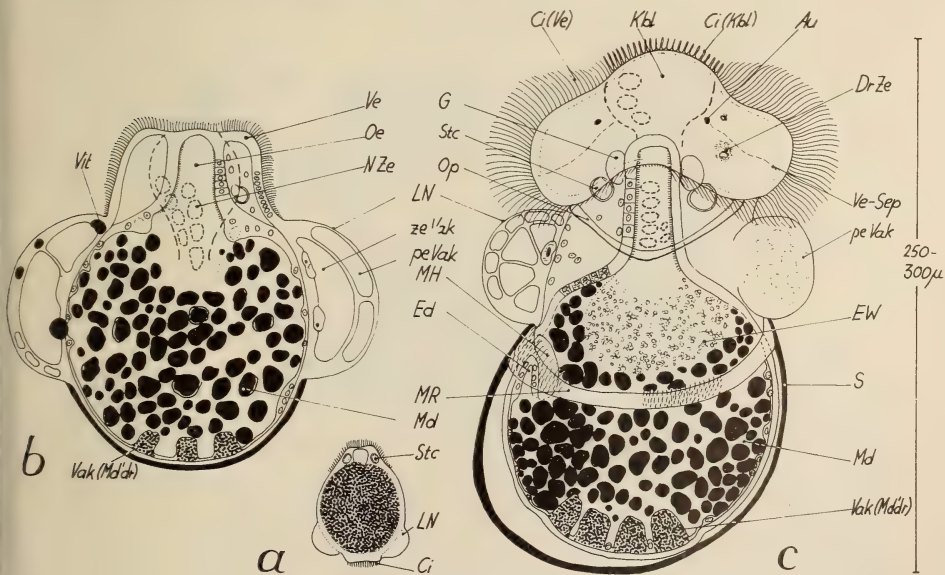


ABB. 35.

Bursa spec.

Entwicklungsstadien (schematisch).

Das Frühstadium (a) ist in Wirklichkeit fast gleich gross wie der junge Veliger (b); c: älterer Veliger.

Charakterisierung der Entwicklung.

Der frühe, auch mit umfangreichen Hautvakuolenzellen versehene Veliger (Abb. 35b) zeichnet sich durch die relativ grössten bisher bei einem Prosobranchierembryo beobachteten Larvalnieren aus, welche auch einzelne Dotterpartikel enthalten und anfänglich weit hinten gegen den Schalenapex zu liegen, später aber die normale Position hinter dem Velum einnehmen. Im Gebiet der späteren Schale finden sich wie bei einigen anderen Prosobranchiern (vgl. p. 734) zuerst noch Cilienzellen (Abb. 35a).

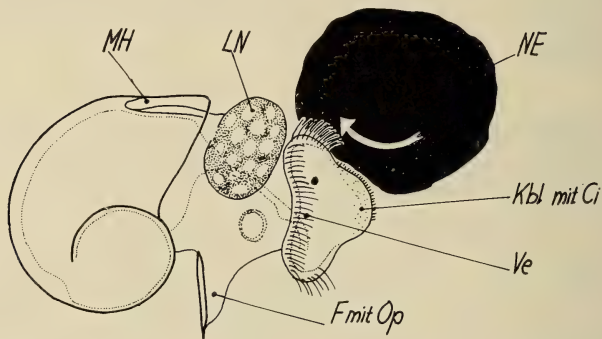


ABB. 36.

Bursa spec.

Nähreierdrehung (schematisch).
Die Rotationsrichtung des Nähreies wird durch einen
weissen Pfeil symbolisiert.

Wie aus dem Bau des breiten Stomodaeums geschlossen werden darf, werden die sich nicht furchenden (Abb. 37), zu einer lockeren zentralen Säule vereinigten Nähreier (Durchmesser 175-200 μ) anfänglich verschlungen. Später nehmen die sich durch ein kleines Velum und eine riesige Kopfblase auszeichnenden Veliger die Nähreier in eine Eindellung der Kopfblase auf. Durch das Schlagen der Cilien von Velum und Nackenzellen werden die Nähreier gedreht (Abb. 36); die sich dabei ablösenden Dotterplättchen gelangen teilweise ins Stomodaeum, teilweise aber auch ungenützt in den Kapselraum. Daher verschmutzt dieser rasch; die Veliger scheinen bald zu schlüpfen.

Der in einer Macromere im Enddarmgebiet konzentrierte Pro-
tolecith wird früh abgebaut. Die Resorption des aufgenommenen
Dotters sowie des in geringen Mengen verschluckten Eiweisses
erfolgt in den Vakuolenzellen der Mitteldarmdrüse.

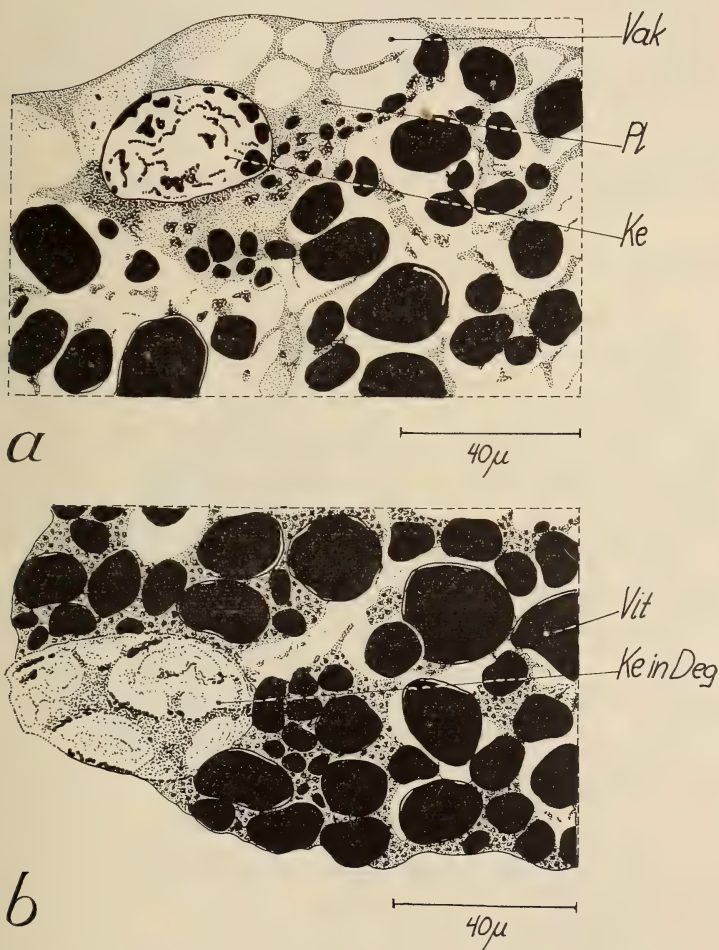


ABB. 37.

Bursa spec.

Schnitte durch die Kernregion von Nähreiern.

a: Der mit Chromatinbrocken gefüllte, von vakuolösem Plasma umgebene Kern ist noch weitgehend intakt.

b: Die Kernmembran ist in Auflösung, und die Grenzen zwischen Kern und Plasma verschwinden.

17. *Polinices (Natica) catena*

(Abb. 38 bis 42, 80, 110 bis 113)

Gelege:

Die Enden des kragenartigen, aus Sand und einer gelatinösen Masse aufgebauten Geleges berühren sich nicht (Abb. 80). Ein Laichband enthält viele, von aussen als kuppelförmige Erhebungen sichtbare Kapseln („egg spaces“), welche sich hier im Gegensatz zu den anderen Arten bis an den Kragenrand hin erstrecken (vgl. GIGLIOLI). Beim Schlüpfen werden die Gelegewände oft beidseitig durchlöchert. Aus den etwa 90 Eiern einer Kapsel (31 bis 184 als Extremwerte) entwickeln sich meist 2—5, gelegentlich aber bis zu 19 Embryonen.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die 180 bis 190 μ im Durchmesser aufweisenden Nähreier sind als primitiv zu taxieren, denn die Sistierung ihrer Entwicklung erfolgt erst spät; nach mehrfachen Teilungsschüben kommt es sogar zu einer mit einer Micromerenkappe vergleichbaren Bildung.

Die anfänglich frei in der Kapselflüssigkeit flottierenden Nähreier (Abb. 39) werden durch den Cilienschlag der Embryonen zu einer zentral oder peripher gelegenen Nähreiermasse von runder bis längsovaler Form zusammengepappt (Abb. 40).

Die von einer geringen Eiweissaufnahme begleitete Nähreierbewältigung setzt schon früh vor der Torsion ein (Abb. 38a), wobei aber nie ein Verschlingen und damit im Gegensatz zu vielen Nähreierformen auch kein für die Nähreieraufnahme spezialisiertes Frühstadium vorkommt. Die an der Nähreiersäule klebenden Embryonen lösen durch die Schläge ihrer Velarcilien Dotterplättchen von den Nähreiern ab, welche via Futterrinne des Velums ins Stomodaeum gelangen. Gelegentlich können sich auch grössere Dotterstücke ablösen, die unzerkleinert aufgenommen werden. Die verschluckten Dottersubstanzen werden anfänglich in einer kropffartigen Erweiterung des Oesophages (Abb. 41) und später im Mitteldarm gespeichert. Die endgültige Resorption erfolgt in den Säcken der Mitteldarmdrüse.

Ein Drehen von Nähreiern wie etwa bei *Cassidaria* kommt nie vor. Der Fresstrieb ist sehr stark; künstlich von der Nähreiersäule entfernte Embryonen heften sich sofort an neuen Dotter, aber auch an Sandkörner und dergleichen an. Besonders bei Kapseln mit

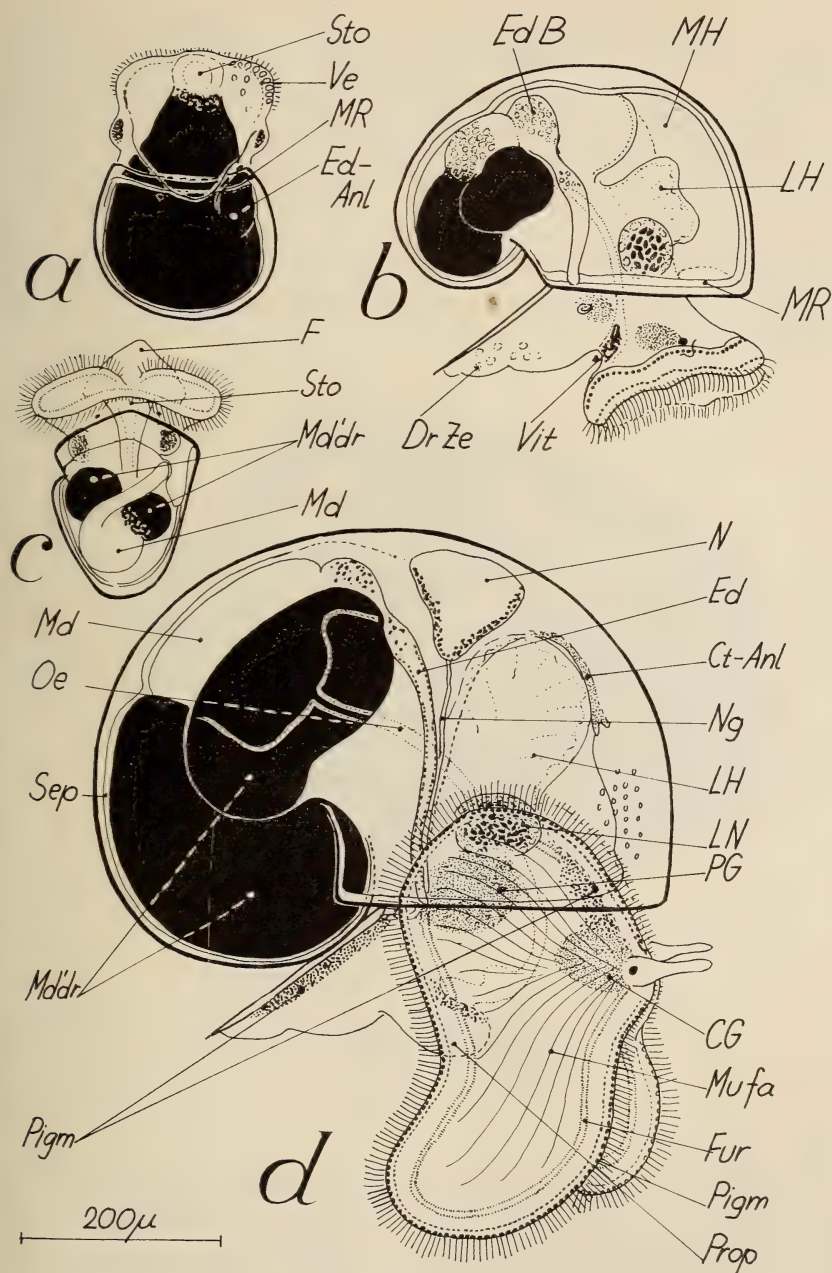


ABB. 38.

Polinices catena.

Entwicklungsstadien.

a: junger praetorsionaler Veliger zu Beginn der Nähreieraufnahme;*b* und *c*: jüngere Veliger (*c* stark verkleinert);*d*: älterer Veliger zu Beginn der Metamorphose; auch in diesem Stadium werden noch Nähreier aufgenommen.

wenigen Embryonen bleiben meist einige nicht gefressene Nöhreier übrig. Die kontinuierliche Nährstoffaufnahme, welche in ihrer Hauptphase nur wenig mehr als eine Woche erfordert, erlaubt eine rasche unretardierte Entwicklung; man beachte etwa das frühe Auftreten der Radulatasche und der Ganglienanlagen. Auch können die Embryonen schon früh die typische Veligergestalt — wie bei planktonischen Veligern wird der Fuss lange senkrecht nach unten abstehend getragen — erlangen, welche sich in der Folge nur noch durch Grössenzunahme und das Auftreten der adulten Organe verändert.

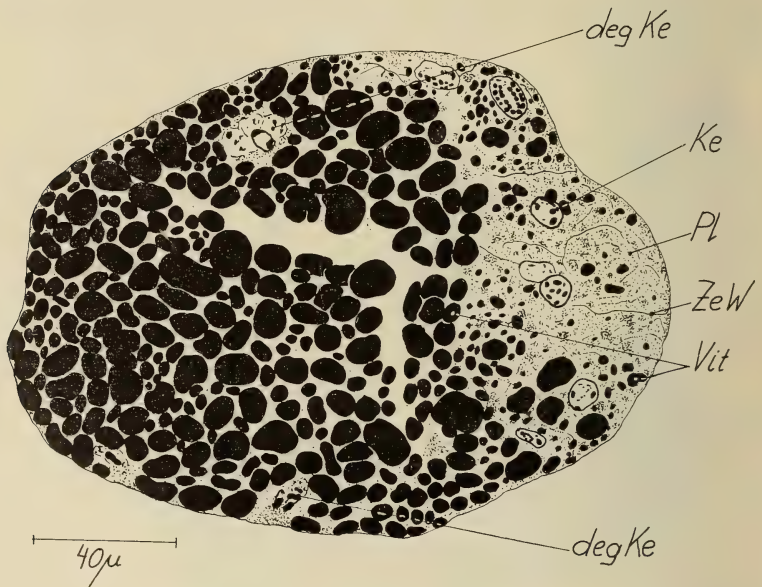


ABB. 39.

Polinices catena.

Sagittalschnitt durch ein Nöhrei.

Zur Anatomie des Veligers.

Die mit gering entwickelten Hautvakuolenzellen, aber mit kräftigem Larvalherz und grossen, fast immer einkernigen Larvalnieren ausgestatteten Veliger sind wenig aufs Kapselleben spezialisiert; aus der Kapsel genommene Exemplare können über 4 Tage im freien Meerwasser leben.

Primitiv ist auch die Verteilung des Protolecithes — welcher auch in manchen Körperzellen noch lange vorkommt — von den sich teilenden Macromeren aufs Mitteldarmepithel; die Ausbildung von Macromeren als spezialisierte Dotterreservoirire unterbleibt.

Die dottergefüllten Vakuolenzellen der Mitteldarmdrüse sind ausgesprochen hochzylindrisch; die Kerne liegen meist basal. Am Ende des Enddarmes liegt eine drüsenreiche Zone (Abb. 42).

Während der Metamorphose sind die sehr pigmentreichen Embryonen (Fuss, Velum, Mantelrand, Niere, Enddarm, dorsal über dem Oesophag) fast durchgehend in die Mantelhöhle retrahiert.

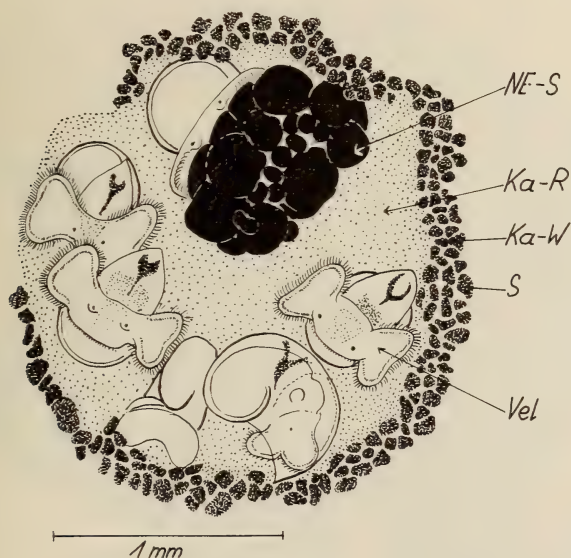


ABB. 40.

Polinices catena.

Eine Eikapsel nach Entfernung der Kapselwand.

S: Sandkorn, Vel: Veliger.

Schlüpfzustand.

Grosse individuelle Unterschiede während der Metamorphose (v.a. punkto Grösse, Dotterfüllung der Mitteldarmdrüse, Abbau des Velums) führen zu variierenden Schlüpfstadien, deren Schalenlänge zwischen 400 und 1075 μ (im Mittel ca. 575-900 μ) schwanken kann.

In Banyuls sind es meist Kriechstadien, bei welchen die Leber — besonders im linken Sack — aber noch ganz der sich postembryonal fortsetzenden Dotterresorption dient; bei einzelnen Embryonen sind noch Velumreste nachweisbar¹. Dagegen kann nach THORSON (1950) *Polinices catena* im englischen Kanal auch als Veliger die Eihüllen verlassen (vgl. p. 768).

Aehnliche Entwicklungsunterschiede sind auch bei anderen Naticidae bekannt (vgl. Tabelle VIII). So schlüpft *Polinices triseriata*

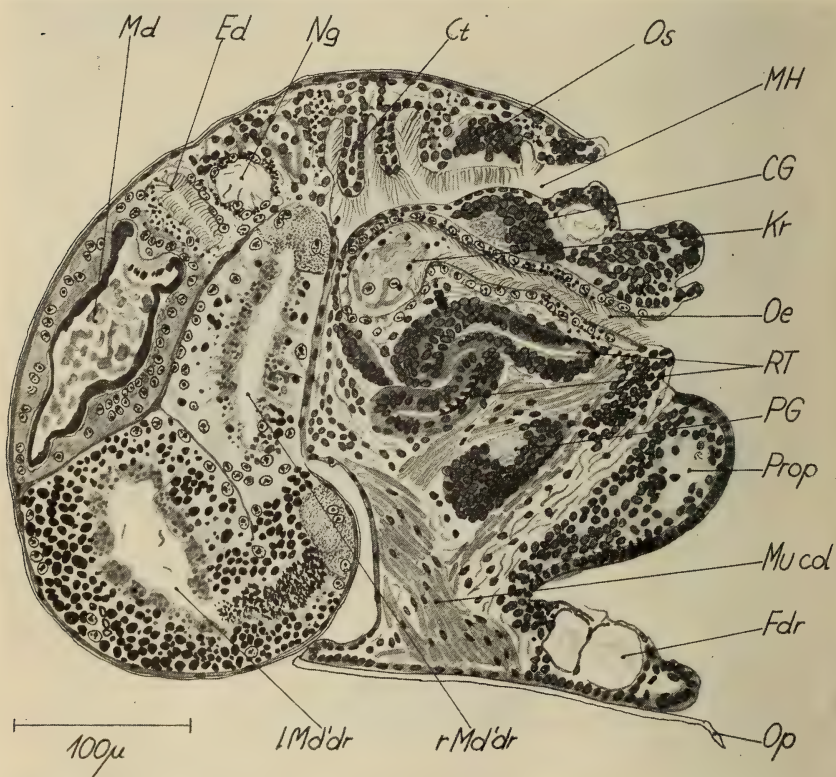


ABB. 41.

Polinices catena.

Sagittalschnitt durch einen älteren Embryo
mit kropfförmig erweitertem Oesophagus (Kr).

¹ Im Frühjahr 1964 schlüpften in Banyuls aber auffallend viele Embryonen noch mit grösseren Velumresten.

je nach den meteorologischen Bedingungen als Veliger oder im Kriechstadium (GIGLIOLI 1955) und *Lunatia montagu* wird in Dänemark im Kriechstadium, im Mittelmeer als Veliger frei (THORSON 1946). Bei *Natica pallida* schliesslich richtet sich der Schlüpfzustand nach der Embryozahl pro Kapsel (vgl. THORSON und LEBOUR).



ABB. 42.

Polinices catena.

Schnitt durch die Enddarmregion eines älteren Veligers.

13. *Polinices* (*Natica*) *spec.*

(Abb. 80, 108, 112)

Von den sich durch embryonale Eiweissaufnahme auszeichnenden, hier vergleichsweise behandelten *Polinices*-Arten kommen in Banyuls mehrere, in ihrer Ontogenese weitgehend übereinstimmende Arten vor. Die aus zwei Hüllen (die innere entspricht wahrscheinlich dem Chorion) bestehenden Kapseln enthalten in ihrer z.T. sehr umfangreichen perivitellinen Flüssigkeit nur einen Embryo und sind im Gegensatz zu *Polinices catena* am mit einem kapsellosen oberen Rand versehenen Laichband von aussen nicht wahrzunehmen.

Charakterisierung der Entwicklung.

Bezüglich Dotterverteilung und innerer Anatomie liegen ähnliche Verhältnisse wie bei *Polinices catena* vor. Doch sind die Hautvakuolenzellen besser entwickelt und die Radulatasche erscheint später; der oesophageale Kropf und die auch Dotter enthaltenden Säcke der Mitteldarmdrüse werden stark in die Eiweissresorption miteinbezogen. Infolge der durch die Eiweissaufnahme prallen Darmteile werden namentlich bei jüngeren Keimen die Enddarmausmündung und der Mantelrand häufig aus der Schale gepresst.

Vor allem in der sich durch eine mitteldarmwärts gerichtete Strömung auszeichnenden Enddarmregion finden sich schon von BOBRETZKY erwähnte, stäbchenartige Einschlüsse enthaltende Zellen, welche den Stäbchenzellen der Spinnen (vgl. von ORELLI-SCHÜTZ) ähnlich sind. Wie bei den Araneiden lässt sich auch hier über die Funktion dieser noch genauer zu untersuchenden Zellen nichts aussagen.

Schlüpfzustand.

Die fast pigmentlosen, weit entwickelten, als Veliconcha zu bezeichnenden Jungtiere besitzen ein sehr grosses Operculum, welches nicht mehr in die Schalenöffnung zurückgezogen werden kann, und kriechen fast dauernd umher. Hautvakuolenzellen und Larvalnieren sind abgebaut; das Larvalherz ist nur noch rudimentär vorhanden. Fast alle definitiven Organe (die Kieme mit 8 bis 9 Balken) sind angelegt; doch enthält die Leber noch viele gespeicherte Nährstoffe.

Trotz der reichen embryonalen Ernährung (vgl. p. 761 ff.) bleibt die Schwankung der Schalenlänge (750-1025 μ) wesentlich kleiner als bei *Polinices catena* (vgl. Abb. 112).

19. *Neritina* (*Theodoxus*) *fluviatilis*.

(Abb. 110)

Gelege:

Die unter Steinen, gelegentlich auch auf Muscheln oder auf *Neritina* abgelegte, abgeflachte Kugel dieser Süsswasserform wird durch mineralische Stoffe verstärkt, welche aus der verdauten Nahrung stammen und

in einem speziellen Sack („reinforcement-sac“; ANDREWS) des Weibchens gespeichert werden.

Wie BONDESEN gezeigt hat, schwankt die Zahl der Eier, aus welchen sich nur ein Keim, seltener zwei oder drei Embryonen entwickeln, in Abhängigkeit zum Biotop:

	Süßwasser	Brackwasser (die Kapseln sind etwas kleiner)
Eizahl pro Kapsel	73-110-165	55-82
Eidurchmesser	120-150 μ	110-130 μ

An einem Ort sind sogar Kapseln ohne Nähreier gefunden worden, was von BONDESEN als Atavismus zum primitiven nähreierlosen Typ, wie er bei verschiedenen *Neritina*-Arten verwirklicht ist (Tabelle IX), gedeutet wird.

Charakterisierung der Entwicklung.

Erst nach dem Einsetzen der Teilungen des normalen Eies beginnen sich unter Richtungskörperbildung in stark verlangsamten Tempo auch die stets unbefruchteten Nähreier zu furchen. So kann es zur Mehrkernigkeit kommen, doch zerfallen die meisten Eier rasch in kleine Kugeln.

Die Nähreier-Aufnahme erfolgt spät, nachdem der Embryo bereits eine ausgeprägte Veligergestalt angenommen hat. Wie aus den spärlichen Angaben von CLAPARÈDE hervorgeht, werden die Nähreier vor der Mundöffnung des Veligers gedreht, wobei die sich loslösenden Dotterplättchen in den Mund gelangen. Der rinnenförmige Fuss (Propodium) hilft beim Drehen mit und lenkt die Strömung der Dotterplättchen gegen den Mund.

Der Protolecith ist in den vier Macromeren gespeichert, welche nach BLOCHMANN die definitive Mitteldarmdrüse bilden sollen, was freilich kaum zutreffen dürfte.

Die Dauer der Embryonalperiode — entgegen manchen anderen Prosobranchiern schlüpft *Neritina* sofort nach dem Velumabwurf — sowie die Grösse des Kriechstadiums wird durch die Zahl der Nähreier bestimmt. Im Vergleich mit nähreierlosen *Neritidae* (*Neritina tessellata*: 3—4 Wochen) ist die etwa 10 Wochen betragende Eizeit lang.

20. *Cassidaria spec.*

(Abb. 43 bis 57, 80, 110, 111, 113)

Zwei unbekannte, einander sehr ähnliche Gelegeproben wurden von THORSON übereinstimmend als *Cassidaria echinophora* bestimmt. Auf

Grund der Beschreibung der Nähreierfurchung VON ERLANGERS (1893) und LO BIANCO's Schilderung des Geleges muss es sich bei der auf pg 684 beschriebenen Art um *Cassidaria echinophora* handeln. Dagegen unterscheidet sich die zweite, von FIORONI-SANDMEIER in Bezug auf die Nähreierdrehung dargestellte Art in zahlreichen Merkmalen (Tab. X, Abb. 43, 44). Wir bezeichnen sie deshalb als *Cassidaria spec.*

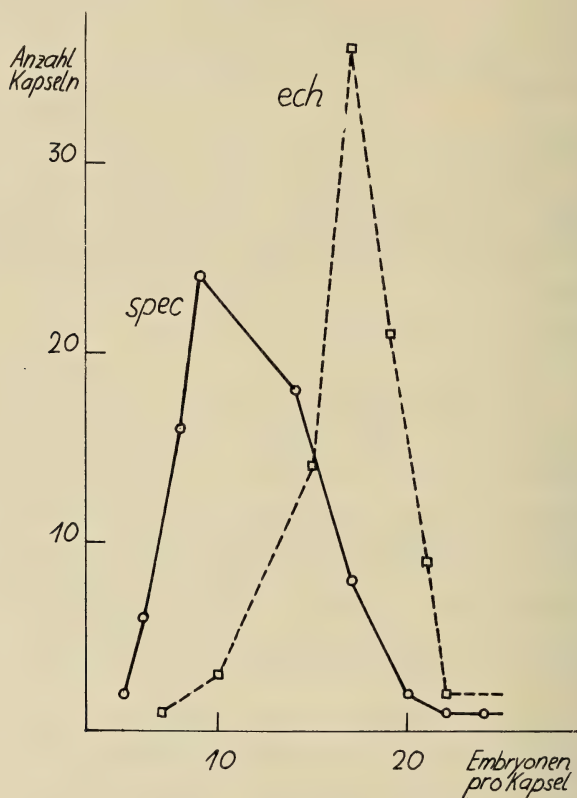


ABB. 43.

Variationsbreite der Embryozahl pro Kapsel bei *Cassidaria spec.* und *Cassidaria echinophora*.

Gelege:

Die transparenten, kuppelförmigen, mit einer praeformierten Schlupföffnung versehenen Kapseln hängen an den Rändern zusammen und bilden teilweise sehr grosse Gelege (5 auf 15 cm). Die einzelne Kapsel enthält 130–160 Eier, wovon sich 6 bis 24, im Mittel meist 8 bis 16 zu Embryonen entwickeln.

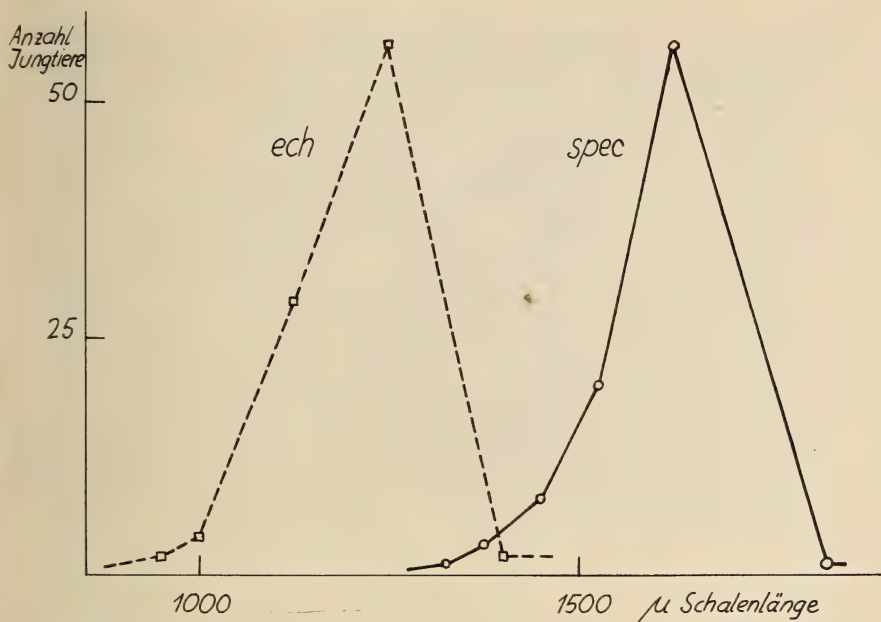


Abb. 44.

Variationsbreite der Schalenlänge im Schlüpfmoment bei *Cassidaria spec.* und *Cassidaria echinophora*.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die sich nicht furchenden Nöhreier (Durchmesser 275-375 μ , Abb. 45) — ihr Kern degeneriert schon während den Reifeteilungen — verkleben nie zu einer zentralen Säule.

Die Veliger umfassen mit ihren nach caudal umgelegten sehr grossen Velarflügeln beidseitig — selten nur einseitig — die Nöhreier (Abb. 46 ff.), welche durch die Schläge der Velarcilien gedreht werden. Die sich durch die Rotation (3 bis 5 Sekunden pro Umdrehung) lösenden Dotterplättchen gelangen via Futterrinne ins Stomodaeum und damit in den Verdauungstrakt. Durch die Drehung werden angrenzende Nöhreier oft mitgedreht. Gelegentlich bilden durch mehrere Veliger abgelöste Dotterstücke eine zentrale Nährmasse, welche gemeinsam aufgefressen wird.

Die kontinuierliche, lange währende, bis in die Metamorphose (Kiemenanlage) sich hinziehende und von einem geringen Ver-

schlucken der eiweisshaltigen Kapselflüssigkeit begleitete Nähreieraufnahme ermöglicht ein gleichmässiges, nicht retardiertes Wachstum.



ABB. 45.

Cassidaria spec.

Sagittalschnitt des animalen Poles eines Nähreies.



ABB. 46.

Cassidaria spec.

Nähreierdrehung eines jüngeren Veligers (schematisch).

a: Schlagrichtung der grossen Cilien des äusseren Cilienkranzes;

i: Schlagrichtung der kleinen Cilien der Futterrinne;

D: Drehrichtung der Nähreier,

P: Weg der Dotterpartikel.

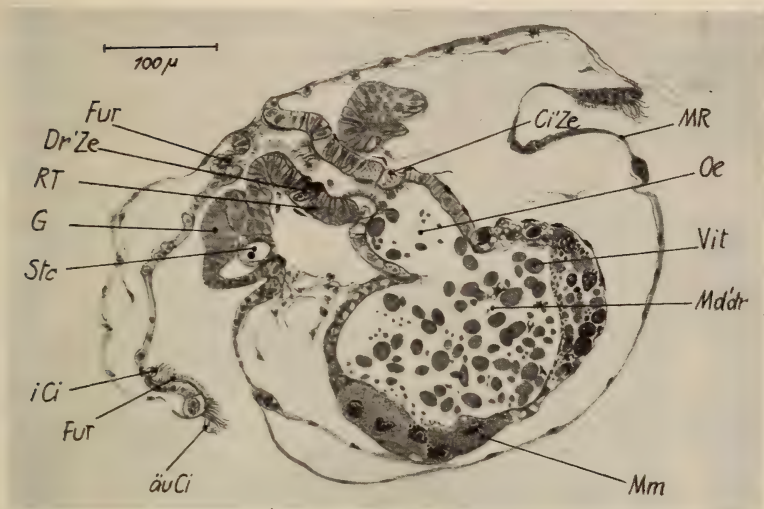


ABB. 47.

Cassidaria spec.

Frontalschnitt eines jüngeren Veligers.

Zur Anatomie des Veligers.

Die Abb. 48—50 zeigen das Vorhandensein aller typischen Larvalorgane, wobei die Larvalnieren häufig eingedrungene Kristallzellen (vgl. PORTMANN 1930) enthalten. — Jeweils, wenn Nähreier gedreht werden, verlangsamt sich die Schlagfrequenz des Larvalherzens um die Hälfte.

Im Gebiet der Mitteldarminmündung ist der zu Beginn der Drehung noch geschlossene Enddarm etwas erweitert, ohne freilich eine eigentliche Enddarmblase in der Art von *Buccinum* zu bilden.

Der Bau der meist 12 bis 18, beidseitig neben dem Enddarmabgang gelegenen Macromeren zeigt manche Besonderheiten (Abb. 51 und 52). Ihr wie bei *Nassa* bei Mallory-Färbung violett erscheinendes Plasma enthält neben grösseren Granula vor allem sehr viele feine Dotterkörner, welche teilweise ins Darmlumen abgegeben werden. Von den voll in den Darmverband eingegliederten Zellen sind mit Ausnahme von 4 bis 6 buckelartig vergrößerten alle Macromeren klein und kaum von den sich nur durch ihre Kerngrösse unterscheidenden übrigen Entodermzellen zu trennen. Der

Abbau in Form einer durch basale Hohlraumbildung und Kerndegeneration (Bläschenbildung) begleiteten Ablösung erfolgt schon früh; vor dem Schlüpfen sind alle Macromeren verschwunden.

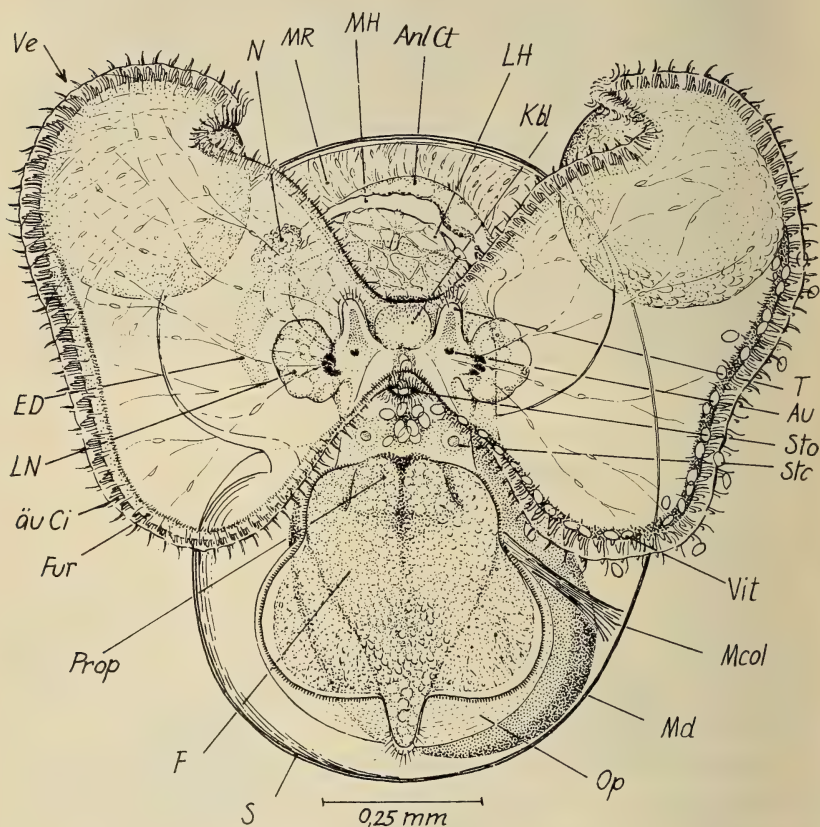


ABB. 48.

Cassidaria spec.

älterer Veliger während der Nähreierdrehung.

Schlüpfzustand.

Bei den mit einer sehr drüsenreichen Fussohle schlüpfenden Kriechstadien (Abb. 53 bis 56) sind die larvalen Organe reduziert und alle adulten Organe (die Kieme bereits mit 18 bis 22 Blättchen und einer Sprossungszone) angelegt.

Die noch in weiter Verbindung stehenden Darmteile bergen besonders im kleineren rechten, teilweise aus plurinucleären Zellen aufgebauten Sack der Mitteldarmdrüse noch Dotterbestandteile, wenn auch weniger als bei *Cassidaria echinophora*. Im grösseren

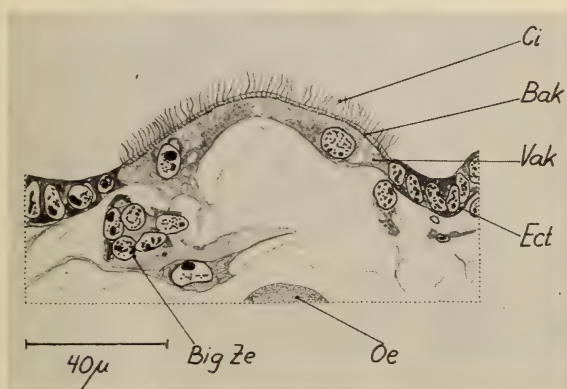


ABB. 49.

Cassidaria spec.

Frontalschnitt der Nackenzellen eines jüngeren Veligers.
Bak: Basalkörner der Cilien.

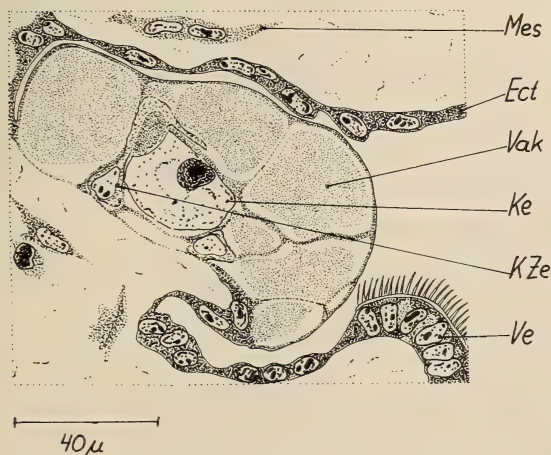


ABB. 50.

Cassidaria spec.

Schnitt durch die Larvalniere eines jüngeren Veligers, welche mit Exkreten beladene Kristallzellen enthält.

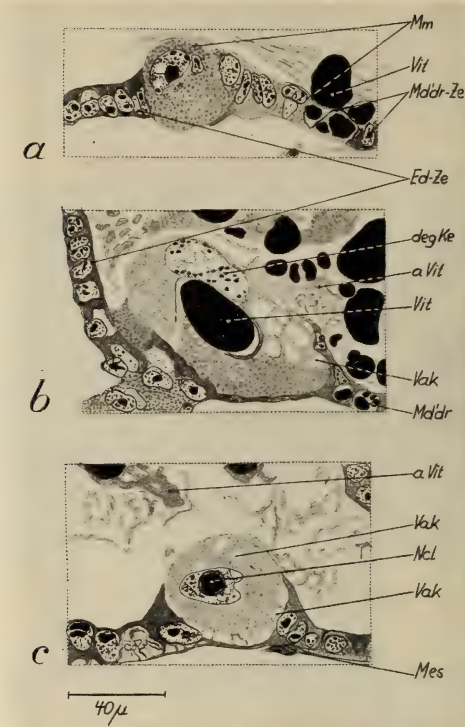


ABB. 51.

Cassidaria spec.

Schnitte verschiedener Entwicklungszustände der Macromeren bei jüngeren Veligern.

a: junge Macromere;

b und *c*: ältere, unter starker Vakuolenbildung degenerierende Macromeren;

b: enthält als Ausnahmefall ein sehr grosses Dotterplättchen.

Ncl: Nucleolus.

ABB. 52.

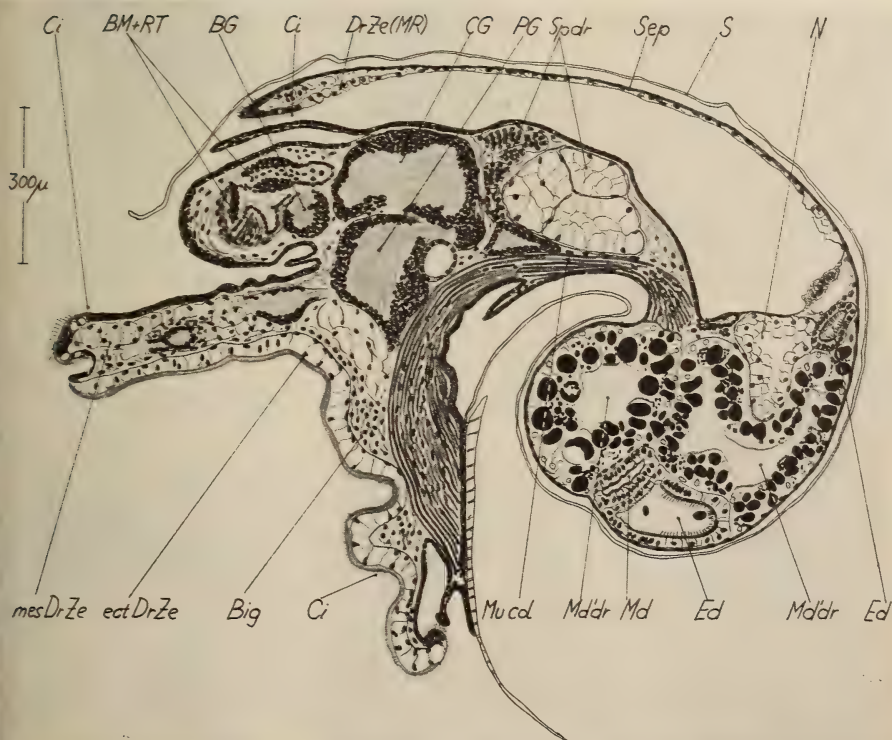
Cassidaria spec.

Schnittbild (Champy-Fixierung) der mit eingelagerten kleinen Dottergranula versehenen Macromerenregion eines jüngeren Veligers.

ABB. 53.

Cassidaria spec.

Sagittalschnitt auf der Höhe der Mitteldarmdrüse durch den fast schlüpfreifen Embryo.



Lebersack setzt schon vor dem Schlüpfen die Bildung von Divertikeln ein. Der Mitteldarm umfasst die auch für die anderen Prosobranchier typischen hohen Zellen mit Sekretabscheidung.

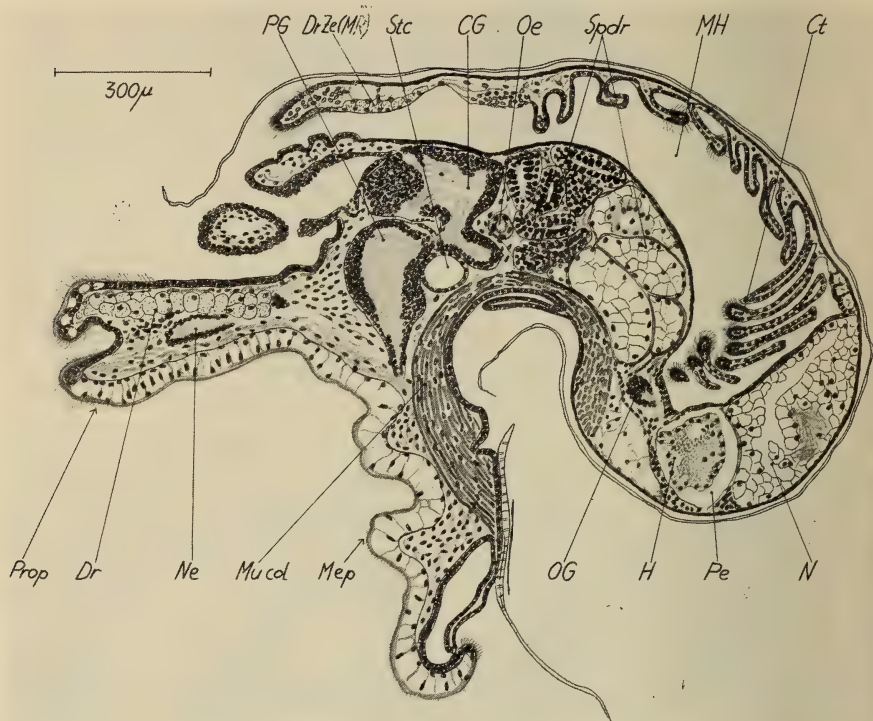


ABB. 54.

Cassidaria spec.

Sagittalschnitt auf der Höhe der Nierenregion eines fast schlüpfreifen Embryos.

Infolge der unterschiedlichen Nähreieraufnahme schwankt die Schalenlänge der geschlüpften Tiere stark ($1275-1900\ \mu$); die relativ häufigen Embryonen ohne Dotteraufnahme degenerieren schon früh (Abb. 57).



ABB. 55.

Cassidaria spec.

Querschnitt auf der Höhe der Mitteldarmdrüse (mit Divertikelbildung) durch den fast schlüpfreifen Embryo.

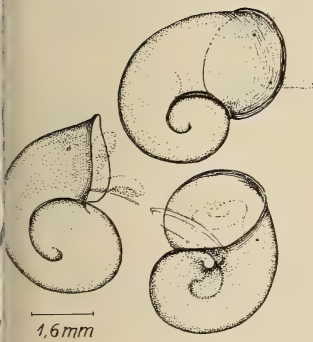


ABB. 56.

Cassidaria spec.

frisch geschlüpfte Jungtiere.

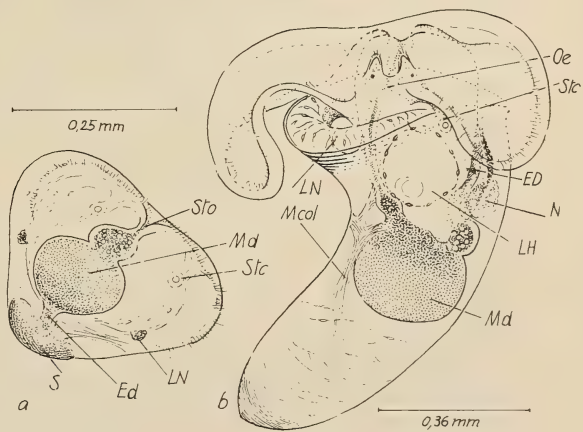


ABB. 57.

Cassidaria spec.

Missbildungen.

a: ohne Torsion und Volution;

b: mit Torsion, aber ohne Volution.

b) NÄHREIER DURCH DAS STOMODAEUM VERSCHLUNGEN

21. *Cassidaria echinophora*

(Abb. 43, 44, 58 bis 60, 113)

Unsere Gelege wurden von THORSON bestimmt.

Gelege:

Die Kapsel ist ähnlich wie bei der vorher beschriebenen Art, nur etwas kleiner und ohne praeformierte Schlupföffnung, so dass die auskriechenden Schnecken ein mehr oder weniger grosses Loch aus der Kapselwand fressen müssen. Von den 155 bis 193 Eiern pro Kokon entwickeln sich 7 bis 23 zu Jungschnecken.

Charakterisierung der Entwicklung.

Bei der Furchung der Nähreier (263 bis 275 μ im Durchmesser) heben sich meist fingerartig abstehende, dotterarme Furchungszellen von den grösseren Dotterzellen ab. Oft sind auch Polkörper sichtbar. Durch weitere Teilungen können die eben geschilderten Nähreier in kleine Kugeln zerfallen.

Aehnlich wie bei *Nassa*, *Fusus* und *Ocinebra* lassen sich hier ebenfalls verschiedene embryonale Nährphasen unterscheiden.

In einer ersten Periode wird der aus kleinen Plättchen bestehende, in der 4D-Macromere lokalisierte Protolecith abgebaut; bald nach der Nähreieraufnahme ist die Macromere verschwunden.

Das Verschlingen der Nähreier, welche unter Veränderung ihrer Form sukzessive vom lippenartig vorstülpbaren Stomodaeum unter Mithilfe der medianen Velarcilien in den Oesophag hineingesaugt werden, erfolgt schon früh. Der in vielen Körperzellen noch Protolecith bergende Embryo besitzt noch keine Augen und erst kleine Larvalnieren; der Darm ist histologisch noch undifferenziert, aber bereits mit einem Enddarm versehen.

Nach der Nähreieraufnahme bleibt die Entwicklung des umfangreichen, mit seinen vakuolösen Zellen den Dotter resorbierenden sackförmigen Mitteldarmes noch lange retardiert, während sich das Cephalopodium rasch zur adultähnlichen Gestalt entwickelt (Abb. 60).

Vor allem infolge ungenügender Dotteraufnahme kommen viele Missbildungen vor; in 32,5% der Kapseln finden sich meist zwei bis drei abnorme Embryonen (gelegentlich sogar bis 13) pro Kokon.

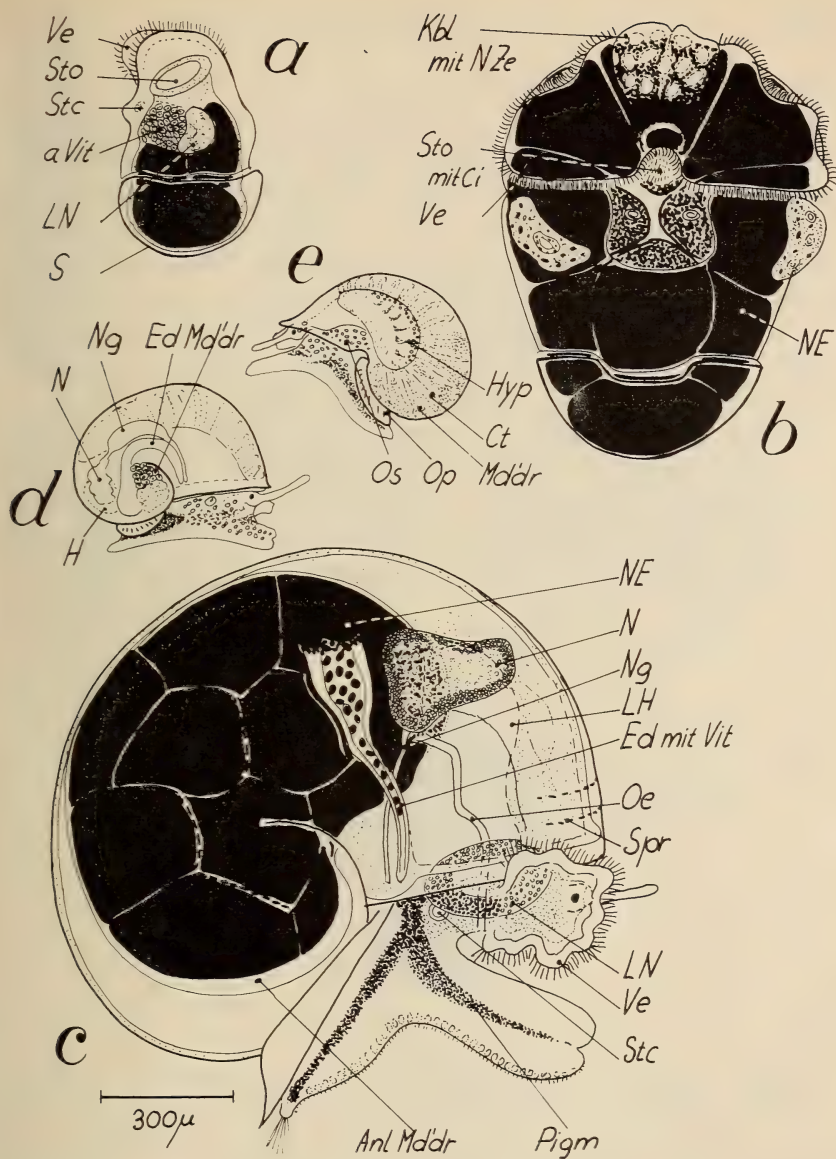


ABB. 58.

Cassidaria echinophora.

Entwicklungsstadien.

- a: früher Veliger zu Beginn der Nähreieraufnahme mit dicken stomodealen Lippen.
 b: Veliger nach beendeter Nähreieraufnahme mit stark ausgeprägten Nackenzellen.
 c: Veliger zu Beginn der Torsion mit sich reduzierendem Velum und schon stark ausgewachsenem Propodium.
 d und e: schlüpfreife Embryonen (stark verkleinert).

Zur Anatomie des Veligers.

Das zwar mit einem sehr ausgeprägten Septum versehene Velum bleibt klein und wird vorwiegend ausserhalb der Mantelhöhle abgebaut. Der Fuss wird sehr bald muskulös und nie in Anpassung ans Kapselleben blasig, was vielleicht mit der relativ kurzen Entwicklungszeit (ein Monat nach der Nähreieraufnahme) zusammenhängt. Trotzdem ist der Embryo, wie auch die grossen Hautvakuolenzellen (speziell umfangreich am Mantelrand) zeigen, physiologisch stark an die Kapselverhältnisse adaptiert und stirbt im freien Meerwasser innert 12 Stunden.

Unter den oft noch lange Dottergranula enthaltenden Larvalnieren finden sich ausser dem nierenförmigen Grundtyp auch dreieckige und bandförmige (Abb. 59) Formvarianten. Der in seinem Lumen Dotterplättchen enthaltende Enddarm ist gegen den Mitteldarm zu schwach blasig erweitert.

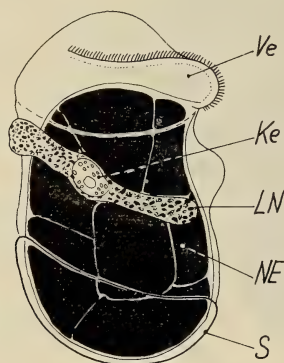


ABB. 59.

Cassidaria echinophora.

Veliger (während der Nähreieraufnahme) mit sehr grosser Larvalniere.

Schlüpfzustand.

Entgegen der in manchen Belangen ähnlichen *Ocinebra* ist der Dotter in starkem Masse verdaut. Die freilich noch nicht völlig in die Adultstruktur umgewandelten Zellen der äusserlich braun werdenden Mitteldarmdrüse bilden bereits Septen. In Bezug auf den Darmbau bestehen aber grosse individuelle Unterschiede.

Alle larvalen Organe sind reduziert, und die mit einem muskulösen Rüssel und einer grossen Radula versehene Jungschnecke (Länge der sipholosen Schale zwischen 800 und 1425 μ) scheint sofort fressen zu können. Mit Ausnahme der Gonaden sind alle

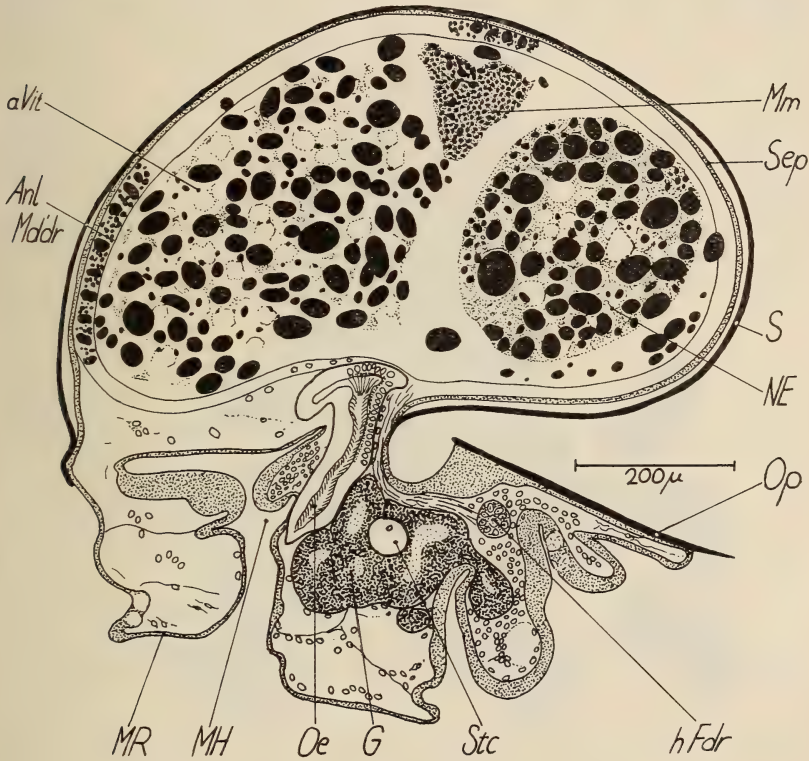


ABB. 60.

Cassidaria echinophora.

Sagittalschnitt durch einen Veliger nach der Nähreieraufnahme (halbschematisch).

Im Gegensatz zum ausgebauten Kopffuss mit seinen Ganglienkomplexen trägt die Struktur des Darmtraktes noch embryonale Züge.

adulten Organe vorhanden; die Kieme besteht meist aus 21 Blättchen und den Anlagen von 5 weiteren.

Die Fusssohle ist äusserst drüsenreich und das Operculum durch eine Falte vom eigentlichen Metapodium getrennt (vgl. Abb. 60).

22. Murex-Arten

(Abb. 61 bis 64, 80)

Trotz Unterschieden im Kapselbau sind in Bezug auf ihre Embryonalentwicklung die beiden Arten *Murex trunculus* und *brandaris* sehr ähnlich. Daneben gibt es auch nähreierlose *Murex*-Arten, welche als Veliger oder im Kriechstadium schlüpfen (Tabelle XI).

Gelege:

Die lateral zusammengepressten, leicht gebogenen und oben abgerundeten Kapseln (ca. 6—8 mm hoch) mit einer lateralen praeformierten Schlupföffnung sind mit ihren Unterkanten zu ansehnlichen, z.T. fast Kindskopfgrösse erreichenden von mehreren Weibchen stammenden Gelegen vereinigt (vgl. FISCHER-RAFFY). Sie enthalten 109 bis 196 Eier, von welchen sich 6—8 zu Embryonen entwickeln.

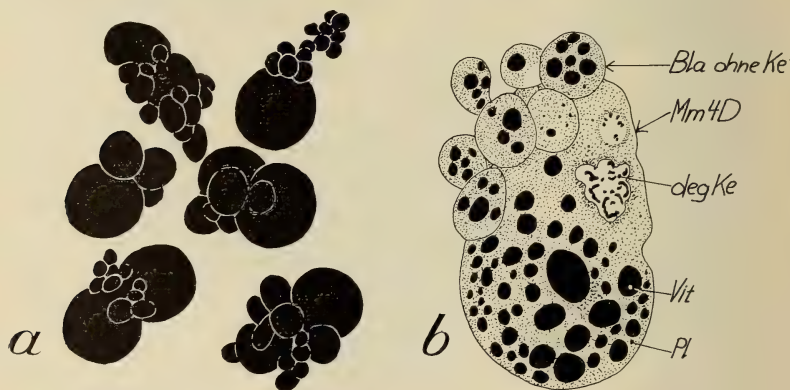


ABB. 61.

Murex trunculus.

- a*: Nähreier mit sehr unterschiedlicher Furchung;
b: Schnitt durch ein Nährei (nach DUPOUY 1964) mit grosser 4D-Macromere.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die ovalen Nähreier (240—330 μ für den grösseren, 130—230 μ für den kleineren Durchmesser) zeigen die schon bei *Cassidaria echinophora* beschriebene rudimentäre Segmentation (vgl. DUPOUY), wobei sich trotz der fehlenden Befruchtung am animalen Pol in stark unterschiedlicher Zahl und Grösse (Abb. 61a) kleine Zellen

abschnüren. Der Kern der 4D-Macromere ist besonders gross und gelappt (Abb. 62b).

Die frühe Entwicklung entspricht morphologisch und in Bezug auf die Retardierung der Entwicklungsprozesse den bei *Buccinum* noch genauer zu schildernden Verhältnissen (vgl. auch Abb. 62), wobei aber ausser den Macromeren auch viele Entodermzellen

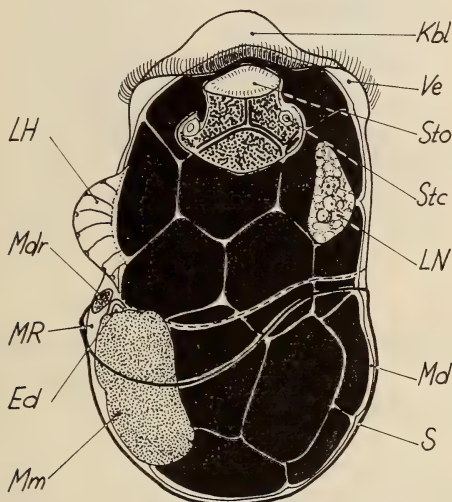


Abb. 62.

Murex trunculus.

Embryo auf dem Höhepunkt der Nähreieraufnahme
(leicht schräge Ventralansicht; nach Zeichnungen von PORTMANN).

Mdr: Drüse des Mantelrandes.

(inclusive dem Enddarm) noch längere Zeit grosse Dotterplättchen enthalten. Die im Gegensatz zu anderen Arten sehr grossen vier Macromeren verschmelzen zu einem zeitweilig aus dem Darmverband losgelösten, stets alle vier Kerne enthaltenden Komplex (Abb. 63), welcher aber vor seinem relativ frühen Abbau wieder in den Darmverband eingegliedert wird.

Der Fresstrieb beim Einsaugen der Nähreier ist bei dieser Art besonders gross; es werden auch aus fremden Kapseln stammende Nähreier, Pâté-Teilchen und andere unnatürliche Nährstoffe verschlungen.

Alle Larvalorgane mit Einschluss einer speziellen Manteldrüse sind wohl entwickelt; besonders die grosse Larvalniere (Abb. 64)

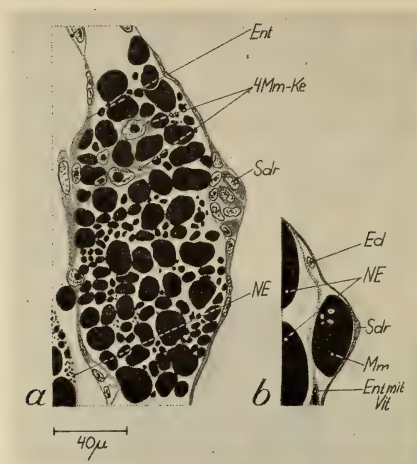


ABB. 63.

Murex brandaris

Schnitt durch die vierkernige Macromere eines Embryos auf dem Höhepunkt der Nähreieraufnahme.

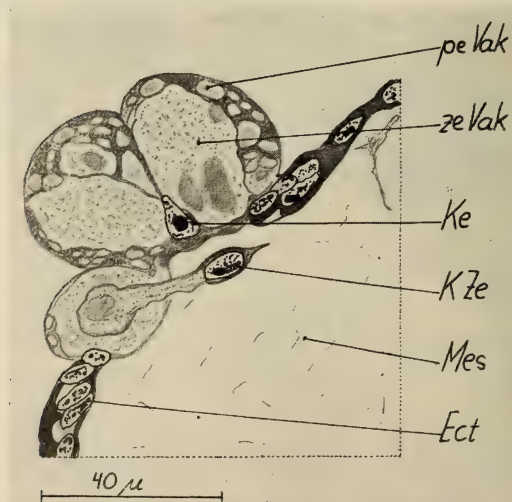


ABB. 64.

Murex brandaris

Sagittalschnitt einer Larvalniere mit eindringender Kristallzelle.

ist ein ideales Objekt für histologische Studien. Dem mit einer seitlichen Anhangdrüse versehenen Enddarm fehlt eine Enddarmblase.

Das Schlüpfen erfolgt im adultähnlichen Kriechstadium, (Schalenlänge bei *Murex brandaris* zwischen 660—976—1840 μ).

23. *Nucella* (*Purpura*) *lapillus*

(Abb. 65 bis 69, 80, 111, 113)

Gelege:

Die urnenförmigen, mit zwei Längsnähten und einem durch Fermente aufgelösten Schlüpfpropf (vgl. ANKEL 1937) versehenen Kapseln enthalten zwischen 400 bis 600 Eier mit meist etwa 35 (21—51) Embryonen.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die entgegen den Literaturangaben teilweise Richtungskörper ausbildenden Nähreier zerfallen nach den von Kernteilungen begleiteten ersten Furchungen zu kleinen Kugeln, welche durch die Bewegungen der Embryonen zu einer zentralen Nährsäule vereinigt werden (Abb. 65).

Die nur mit den ersten Anlagen eines Enddarmes versehenen Embryonen setzen sich hier fest und verschlingen die Dottermassen mit ihrem sehr breiten Stomodaeum. Der eigene Dotter ist ursprünglich in vier Macromeren verteilt, welche aber bereits im Höhepunkt der Nähreieraufnahme zu einer sehr grossen Macromere mit aberrantem Kern verschmolzen sind (vgl. PORTMANN-SANDMEIER).

Die retardierende Wirkung der zu einem sehr frühen Zeitpunkt der Embryonalperiode stattfindenden Nährphase (Abb. 66 und 111) ist aussergewöhnlich gross; die übrige Entwicklung steht unterdessen still.

Nur die Statocysten, Larvalnieren und Hautvakuolenzellen werden frühzeitig angelegt, ähnlich früh auch die aus hohen Zellen aufgebaute, aber lange nicht auswachsende Anlage der Radulatasche. Der Enddarm gestaltet sich spät aus und die Bildung von Magen, Mitteldarmdrüse und des aus ectodermalen Verdickungen hervorgehenden Nervensystems erfolgt erst nach dem Entstehen der Schalenwindungen. Später entwickelt sich dann der Kopffuss

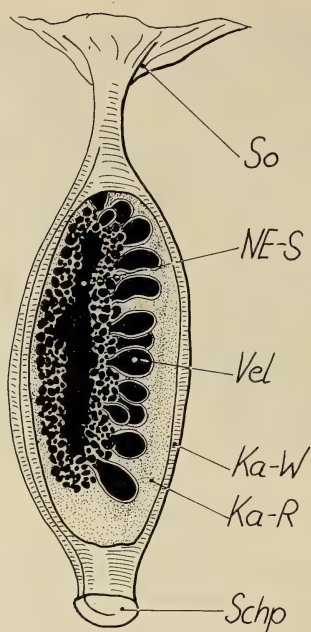


ABB. 65.

Nucella lapillus

Ein aufgeschnittene Eikapsel mit den an der Nöhreiersäule angehefteten Veligern (Vel) bei der Nöhreieraufnahme.
Häufig sind die Embryonen auch rings um die ganze Nöhreiersäule verteilt.

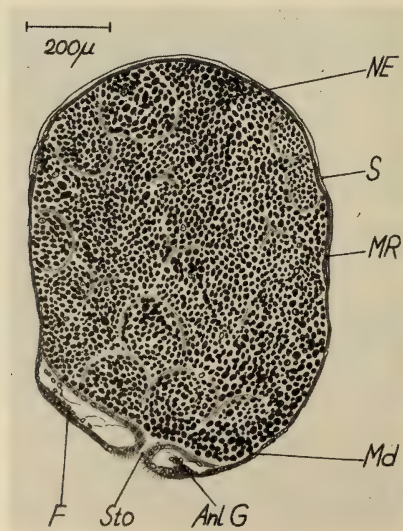


ABB. 66.

Nucella lapillus

Sagittalschnitt der jungen, mit Nöhreiern gefüllten Larve.

rasch weiter (Abb. 67 ff.); das lange undifferenziert gebliebene Darmepithel bildet schliesslich grosse, den Dotter resorbierende Vakuolenzellen, welche von mit feinem Sekret erfüllten Drüsenzellen durchsetzt sind. — Auffallend ist das rasche Auftreten der definitiven Organe in der späteren Embryonalperiode, wobei die Anlagen aller Pallialorgane bereits in der kaum eingestülpten, cilienbesetzten Mantelhöhle schon sichtbar sind.

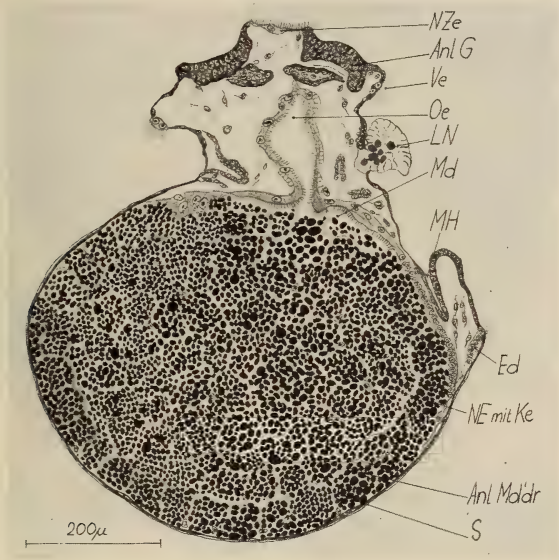


ABB. 67.

Nucella lapillus

Frontalschnitt durch die junge Larve nach der Nahrungsaufnahme;
die Veligerorgane sind ausgebildet.

Zur Anatomie des Veligers.

Die infolge sehr unterschiedlicher Dotteraufnahme grössmässig differierenden Veliger sind stark ans Kapselleben angepasst und platzen bald, wenn sie dem freien Seewasser ausgesetzt werden. Alle larvalen Organe sind gut ausgebildet; die Nackenzellen enthalten oft Protoleuth und die Larvennieren sind besonders bei älteren Veligern häufig bandförmig. Der Nierengang birgt in einer Anschwellung weisse Konkreme; doch kommt es nicht zur

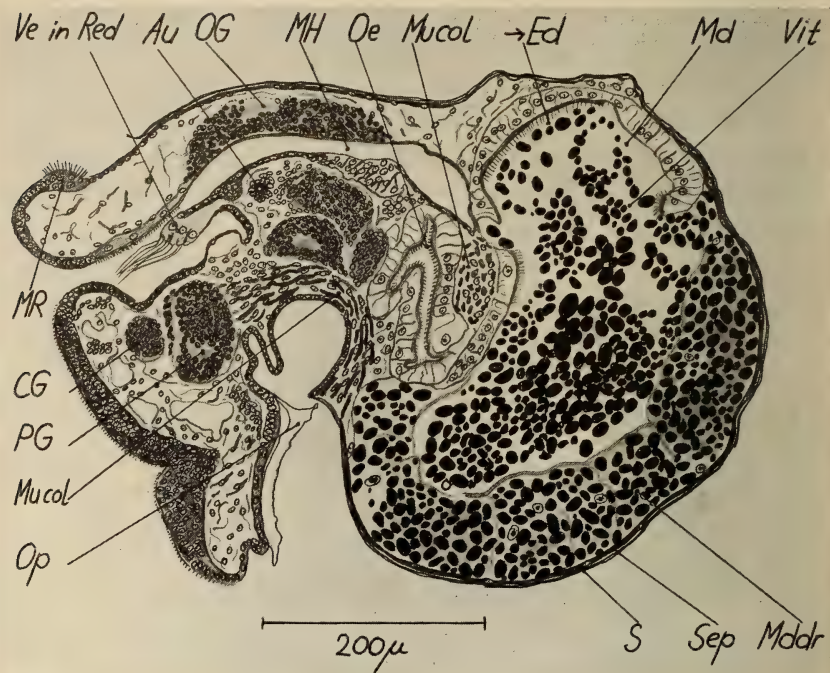


ABB. 68.

Nucella lapillus

Sagittalschnitt eines älteren metamorphosierenden Veligers, bei welchem noch die ganze Mitteldarmdrüse im Dienste der Dotterresorption steht. Die komplizierte Buccalapparatur ist auf dem Schnitt nicht getroffen.

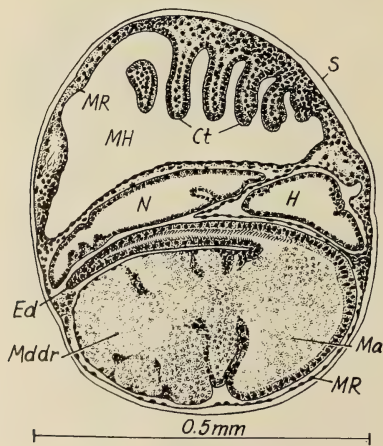


ABB. 69.

Nucella lapillus

Horizontalschnitt durch einen alten Embryo; die Septen der Mitteldarmdrüse sind in Ausbildung (nach PORTMANN 1925).

Ausgestaltung eines abgegliederten Konkrementsackes in der Art von *Ocinebra*.

Dem Enddarm fehlt eine Enddarmblase; dafür ist der angrenzende Mitteldarmabschnitt dicht mit Cilien besetzt. Alle Darmteile bleiben bis zu späten Stadien in weiter Verbindung; in der Mitteldarmdrüse bilden sich noch embryonal Septen aus (Abb. 69).

Schlüpfzustand.

Die kriechenden Jungtiere, mit Rüssel und Zungenknorpel ausgerüstet, haben alle larvalen Organe reduziert, besitzen aber noch beträchtliche Dotterreserven. — Andere *Nucella* (*Purpura*)-Arten ohne Nähreier schlüpfen dagegen als Veliger (vgl. Tabelle XII).

24. *Ocinebra spec.*

(Abb. 70 bis 74, 80, 111, 113)

Unsere Laiche könnten nach THORSON eventuell auch von *Tritonalia* stammen. Auf Grund des Veligerbaues muss es sich aber um *Ocinebra* handeln.

Gelege:

Die stark den Kokons von *Urosalpinx* gleichenden, abgeflachten Urnen besitzen eine dem basalen Sockel gegenüberliegende, durch einen dicken Schlüpfpfropf verschlossene Oeffnung. Die in den Massen ziemlich variablen, gelben und nur schwach transparenten Kapseln zeigen eine feine Querprofilierung. Die Nähreierzahl schwankt entsprechend den unterschiedlichen Grössen zwischen 167 und 632 Eiern; daraus können sich 6 bis 48, in der Regel aber zwischen 15 bis 25 Embryonen entwickeln.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die gleichmässig grossen Nähreier (Durchmesser 225—250 μ) werden ähnlich wie bei *Pisania* durch eine sich von der Kapselwand ablösende Haut in der Kapselmitte konzentriert, wo sie bald von den Embryonen verschlungen werden (vgl. *Pisania*, p. 701). Diese weisen einen freilich noch nicht durchgebrochenen Enddarm, grosse Larvalnieren, welche bei späteren Stadien einzelne Dottergranula enthalten, sowie ein schon vor der Dotteraufnahme ausgebildetes Mitteldarmlumen auf (Abb. 70b ff.).

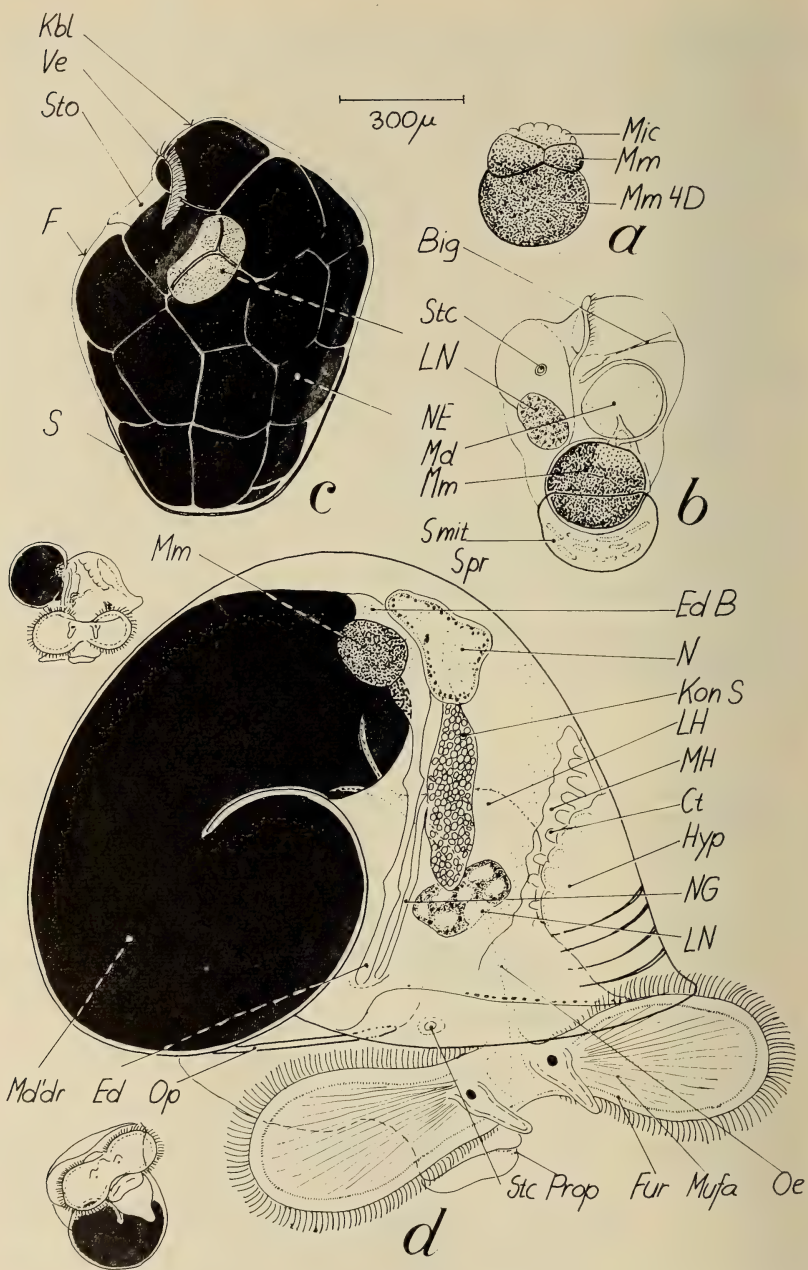


ABB. 70.

Ocinebra spec.

Entwicklungsstadien.

a: Furchungsstadium mit grosser 4 D-Macromere.

b: junge Larve mit praeformiertem Mitteldarmmlumen vor der Nähreieraufnahme.

c: Larve nach der Nähreieraufnahme.

d: älterer Veliger mit den Anlagen der definitiven Organe.

Die meisten Nähreier (Abb. 71) bleiben ungefurcht, und ihr Kern degeneriert schon während der Reifeteilungen. Andere Nähreier zeigen von Kernteilungen begleitete Furchungen, während schliesslich bei einer letzten Gruppe nur Kernteilungen ohne Plasmateilungen vorkommen.

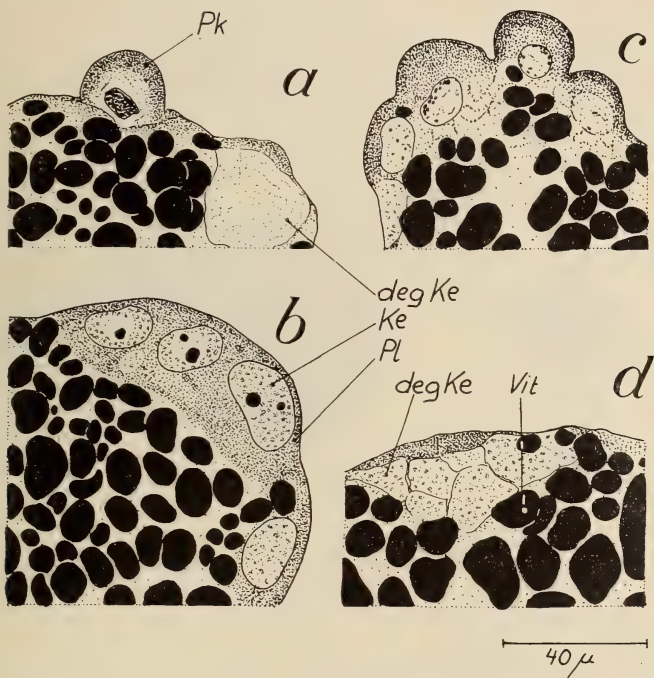


ABB. 71.

Ocenebra spec.

Sagittalschnitte durch den animalen Pol von Nähreiern.

- a: Eikern in Degeneration, ein Polkörper (Pk) hat sich nur unvollständig abgeschnürt.
- b: mehrkerniges Nährei.
- c: mehrkerniges Nährei mit Anzeichen von Plasmafurchung; einzelne Kerne sind bereits in Degeneration.
- d: mehrkerniges Nährei mit weitgehend aufgelösten Kernen.

Die Nähreieraufnahme — es wird dabei auch etwas Eiweiss geschluckt — hat ähnlich wie bei *Nucella* eine starke Hemmung, v.a. der Kopfentwicklung, zur Folge. In Anbetracht des wie bei *Murex* sehr starken Fresstriebes kommen, zumal auch weit entwickelte Veliger noch Nähreier aufnehmen können, neben miss-

gebildeten Embryonen ohne Nähreier (Abb. 72a) auch überfressene Veliger mit zusammengequetschten Pallialorganen (Abb. 72b) vor. In 59,6% aller beobachteten Kapseln traten Missbildungen auf. Fast aller dunkelgelbe, aus kleinen Plättchen bestehende Protolécith ist in der in offener Verbindung zum Enddarm stehenden 4D-Macromere lokalisiert; deren Kern degeneriert im Gegensatz etwa zu *Nassa* schon nach der Nähreieraufnahme. Sie spielt als Ernährungsorgan nur eine geringe Rolle, wird simultan mit dem Nähreierdotter abgebaut und ist im Schlüpfmoment schon völlig rückgebildet.

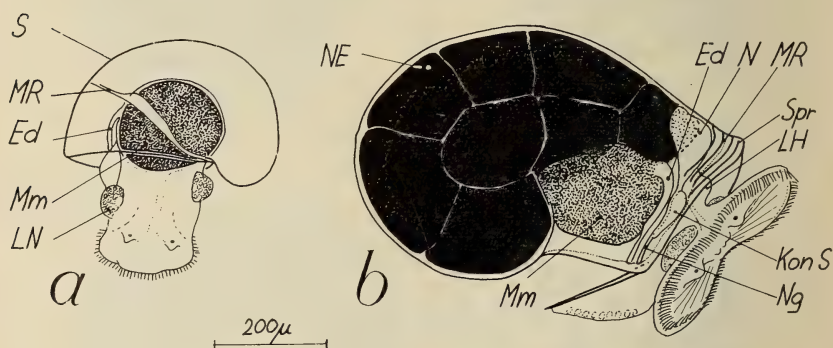


ABB. 72.

Ocinebra spec.

Abnorme Embryonen.

a: Veliger ohne Nähreieraufnahme;

b: Veliger mit gestauchten Pallialorganen.

Zur Anatomie des Veligers.

Alle larvalen Organe sind wohl entwickelt, nur das Velum bleibt verhältnismässig klein. Die teilweise durch einen basalen Stiel abgeschnürten Larvalnieren werden durch den kräftigen Larvalherzpuls dauernd hin und her bewegt. Auch die Hautvakuolenzellen am blasigen Fuss (wahrscheinlich mit Atemfunktion) werden durch die Pulsation der Leibeshöhlenflüssigkeit passiv leicht mitbewegt.

Die schon früh gemeinsam mit dem Herz und den Pallialorganen entstehende Niere ist mit einem zusätzlichen Konkrement sack versehen. Er besteht aus grossvakuoligen, mit Exkretstoffen

gefüllten Zellen, sowie undifferenzierten Bezirken (Abb. 70d) und öffnet sich in den aus flachen Epithelzellen aufgebauten und lange noch Protoleith enthaltenden Nierengang, welcher erst spät in die Mantelhöhle durchbricht.

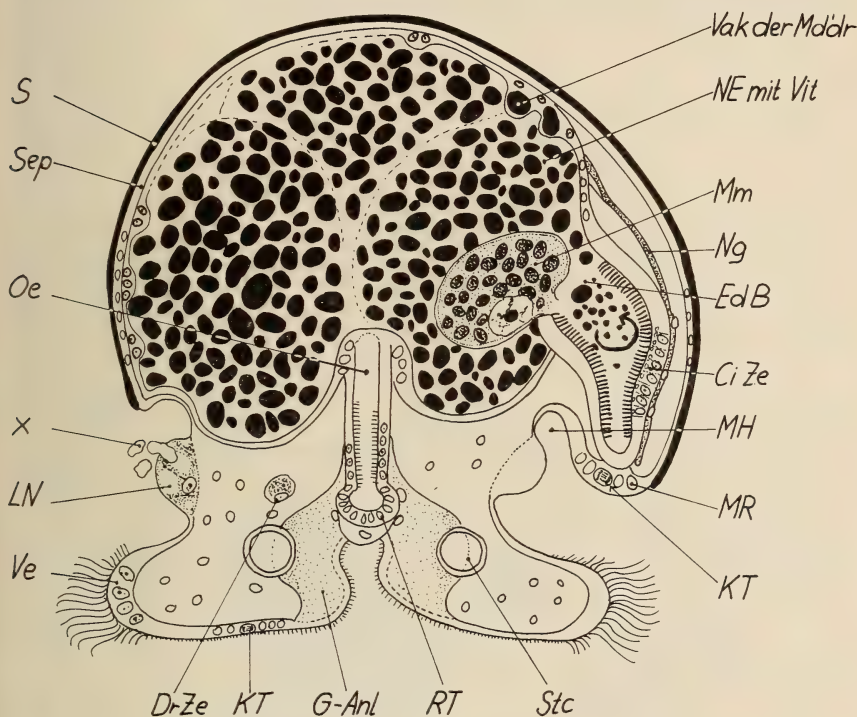


ABB. 73.

Ocinebra spec.

Querschnitt durch den Veliger, einige Zeit nach der Nähreieraufnahme (schematisch).

x: Exkretabgabe aus den Larvalnieren in die Kapselflüssigkeit.

Das während der Nähreieraufnahme noch sehr flache Epithel der Mitteldarmdrüse steht mit seinen Vakuolenzellen voll im Dienste der Dotterresorption. Der blasig erweiterte Enddarm zerkleinert, ähnlich wie bei *Buccinum*, die infolge seiner Cilienbewegung rotierenden Dotterplättchen (Abb. 73 ff.). Im Mitteldarm liegen, wie bei den meisten Prosobranchiern, hochzylindrische Sekretzellen.

Schlüpfzustand.

Die punkto Schalenlänge (775—2075 μ) stark variierenden Kriechstadien sind mit Ausnahme des Verdauungstraktes weitgehend adultähnlich. Dieser steht noch ganz im Zeichen der Aufarbeitung des beträchtlichen, gelb durch die Schale schimmernden

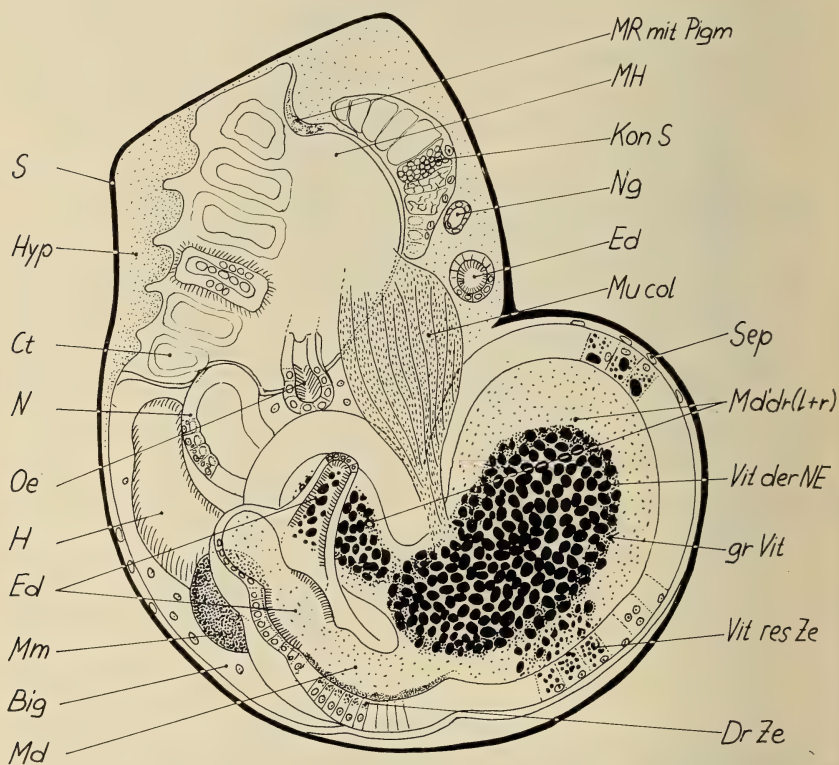


ABB. 74.

Ocinebra spec.

Horizontalschnitt durch den sich umwandelnden Veliger
(schematisch).

Dottervorrates. Die Schale ist mit einem langen Siphon und einer weiss-braunen Musterung versehen und stark profiliert. Die Mitteldarmdrüse enthält noch zahlreiche, nicht angebaute Dotterplättchen, hat aber bereits Septen ausgebildet.

25. *Ocinebra aciculata*

Die urnenförmigen Kapseln dieser nähreierlosen Art sind von ringsum verlaufenden Leisten besetzt und enthalten im Mittelmeer 1 bis 8, im englischen Kanal bis zu 14 Eier. Diese sind wesentlich grösser (Durchmesser 390—450 μ) als bei der Nähreierform, und die fast den gesamten Dotter enthaltende 4D-Macromere wird epibolisch von den Micromeren umwachsen.

Unter den transitorischen Organen werden die später zweizelligen Larvalnieren besonders gross, erreichen doch diese dorsal fast zusammenstossenden Organe nach der Gastrulation fast ein Viertel der Gesamtlänge des Embryos.

In Anbetracht des ähnlichen Macromerenbaues und anderer Gemeinsamkeiten darf diese Art vielleicht als evolutive Vorstufe zu der oben beschriebenen Nähreierform gelten, zumal die gesunden Embryonen sich auflösende, absterbende Geschwister auffressen, was hier freilich meist zu Missbildungen führt.

26. *Pisania maculosa*

(Abb. 75, 80, 104, 114, 113)

Gelege:

Die becherartigen, dorsoventral abgeplatteten Urnen (Durchmesser 3,4—4,4 mm) sind mit einem Sockel und oben mit einer in einer leichten Eindellung liegenden Schlupföffnung versehen. Sie enthalten zwischen 488 und 729 Eier, aus denen sich gewöhnlich 5 bis 16 Jungtiere (Extremwerte 1 bis 24) entwickeln.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die meisten Nähreier (Durchmesser 190-225 μ) werden schon im unvollständigen Reifungsstadium arretiert; unter 10% der Nähreier furchen sich noch bis zum 50-100 Zellstadium (STAIGER 1950). Die ursprünglich frei im Kapselinnern liegenden Eier werden ähnlich wie bei *Ocinebra* später meist durch eine sich von der Kapselwand ablösende Haut im Zentrum festgehalten. Die nach Durchdringung dieser Membran freien Embryonen sammeln sich in mehr oder weniger radialer Anordnung um diese zentrale Nährmasse an und nehmen unter lippenartigem Vorstülpen des Stomodaeums den Dotter und auch abgestorbene Geschwister durch Verschlingen auf. Ihr Enddarm ist schon durchgebrochen; die den Protoleciith enthaltenden, lange stark vorstehenden vier Macromeren (= Lentille vitelline (FRANC)) verschmelzen und

können sich teilweise noch teilen, verschwinden dann aber während der Metamorphose.

Die Nähreieraufnahme beginnt etwa am 33. Embryonaltag und dauert, je nach Eizahl pro Kapsel, zwischen 3 bis 15 Tage. Sie führt zu grössenmässig verschiedenen Embryonen, wobei deren Mitteldarm-Durchmesser (nach der Dotteraufnahme) zwischen 260 und 800 μ schwanken kann. Oft kommen Missbildungen vor; u.a. können durch einen später verheilenden Riss im Oesophag Nähreier in den Fuss oder die Kopfblase gelangen.

Zur Anatomie des Veligers.

Die bewimperten Hautvakuolenzellen sind in drei Gruppen auf Fuss, Mantelrand und auf der Kopfblase (zwischen den Augen in einer oder zwei sehr variantenreichen Gruppen und als radiär angeordnete Zellen über dem Velumrand) stärker als bei jedem anderen Prosobranchier entwickelt¹. Ihr grösstes Volumen und damit ihre stärkste Stoffwechselaktivität erreichen sie während der Nähreieraufnahme, um dann während der Metamorphose zurückgebildet zu werden. Bei sehr jungen Veligern liegt lateral neben dem Stomodaeum noch eine weitere, sich mit Vitalfarbstoffen speziell tingierende Zellreihe. Besonders nach intensiver Anfärbung mit Vitalfarbstoffen können die Hautvakuolenzellen, welche teilweise braune und oft gelbe Konkreme enthalten, abgeworfen werden, wobei sie von den Velarcilien im Kapselraum umhergestrudelt werden. Die gelegentlich unpaaren oder sogar fehlenden kugelförmigen Larvalnieren bleiben sehr klein (etwa 20:4-5 μ).

Das grosse Larvalherz — die lange weich bleibende Schale pulsiert in seinem Schlagrhythmus mit — gewährleistet die Zirkulation der Körperflüssigkeit zwischen dem stark blasigen Fuss und dem dünnen, aber sehr grossflächigen Velum, welche beide als zusätzliche Atmungsorgane zu wirken scheinen. Das sich erst nach der Nähreieraufnahme aus der Kopfblase heranbildende Velum bleibt bis gegen das Ende des 2. Embryonalmonates sehr gross, wird dann aber in etwa einer Woche ausserhalb der Mantelhöhle abgebaut.

¹ Nur die Mantelrandzellen von *Philbertia purpurea* sind ähnlich intensiv ausgebildet.

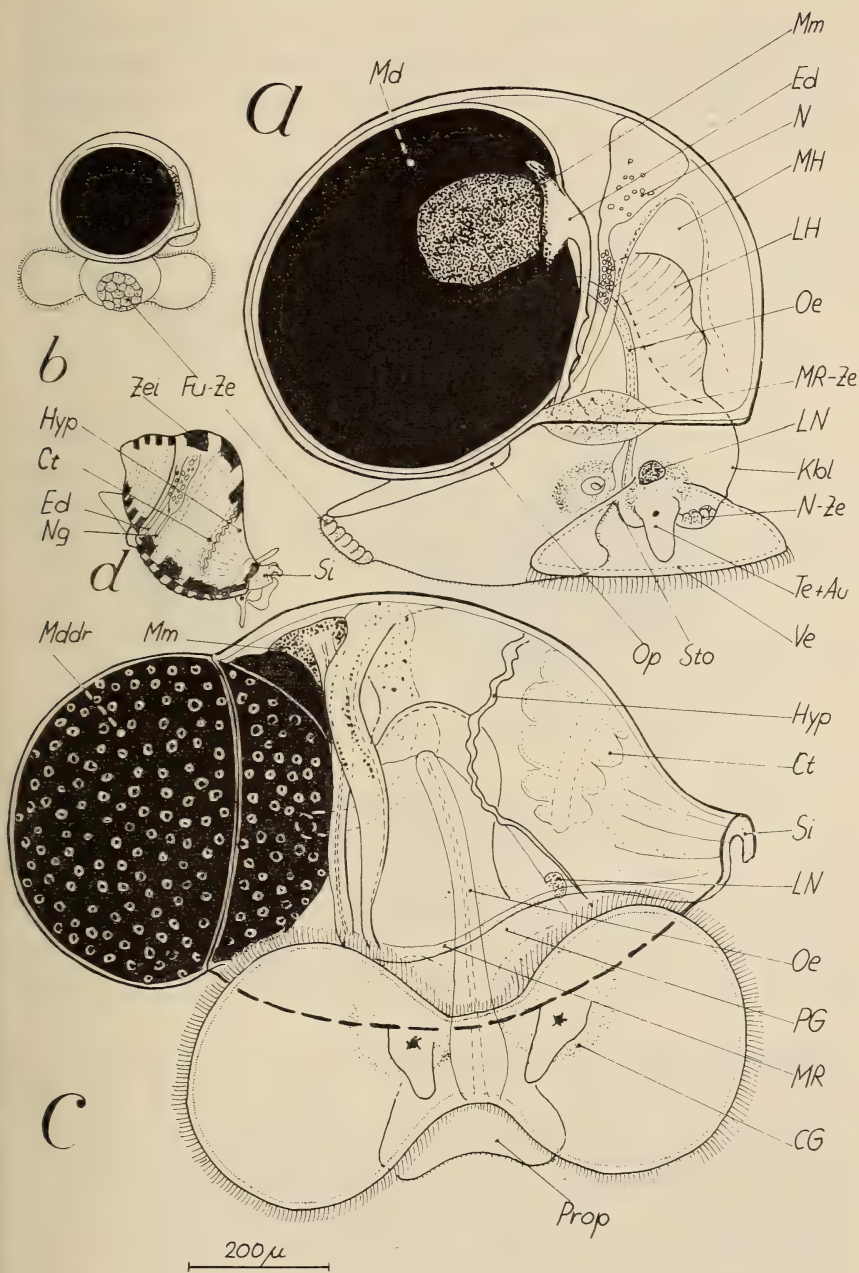


ABB. 75.

*Pisania maculosa*Entwicklungsstadien (*b* und *d* stark verkleinert).*a*) Veliger vor der Metamorphose; die Torsion ist noch im Gange.*b*) derselbe Veliger von hinten.*c*) Veliger in beginnender Metamorphose.*d*) geschlüpftes Jungtier.

Die Musterung ist nur am Schalenrand eingezeichnet.

Der Larvalherzpus fördert auch die rhythmische Kontraktion der Dottermasse, welche durch Cilien im auch körnige Sekretzellen enthaltenden Mitteldarm und speziell in einer blasig erweiterten Enddarmampulle mechanisch zerkleinert wird.

Die Anpassung ans Kapselleben ist, zumindest bei älteren Veligern, geringer als bei anderen Nähreierformen. Kurz vor der Metamorphose stehende Veliger (mit Hautvakuolenzellen) überleben im Meerwasser vier, in der Metamorphose sich befindende Embryonen (ohne Hautvakuolenzellen) sogar sechs Tage.

Schlüpfzustand.

Die mit einer reich gemusterten, fast undurchsichtigen Schale (Abb. 75d; Länge 675—1800 μ) versehenen Kriechstadien besitzen noch einen grossen Dotterrest, haben aber die transitorischen Organe reduziert. Nach FRANC ist gelegentlich noch ein Velumrest vorhanden.

27. Buccinum undatum

(Abb. 76—80, 102b, 106, 107, 111, 113)

Gelege:

Die taschenartigen, zu einem abgerundeten Dreieck (Durchmesser ca. 12 mm) zusammengepressten Kapseln besitzen beidseitig der zentralen praeformierten Schlüpföffnung eine mediane Suture und sind ähnlich wie bei *Cassidaria* und *Murex* zu grossen Gelegen vereinigt. Von den 500 bis 2000 Eiern pro Kokon entwickeln sich anfänglich um die 30 zu Embryonen. Ein Teil davon degeneriert frühzeitig und wird mitgefressen, sodass schlussendlich etwa 10 (gelegentlich nur 3) Keime übrig bleiben.

Charakterisierung der Entwicklung.

Die einen Durchmesser von 300—450 μ , teilweise auch nur 200—300 μ aufweisenden Nähreier machen eine normale Reifungsteilung mit Polkörperbildung durch (vgl. PORTMANN 1926 ff.); der peripher oder zentral liegende Kern kann sich noch weiter teilen (keine Plasmateilung), degeneriert aber bald.

Die Nähreier und die zurückgebliebenen Embryonen werden verschlungen. Da die Aufnahme spät im Stadium des bereits

tordierten Enddarmes einsetzt, ist die Retardierung der übrigen Ontogenese Prozesse gering; sie betrifft nur die Entwicklung von Vorder- und Mitteldarm. Die Differenzierung der Kopforgane geht weiter (vgl. Abb. 76 ff. und 111).

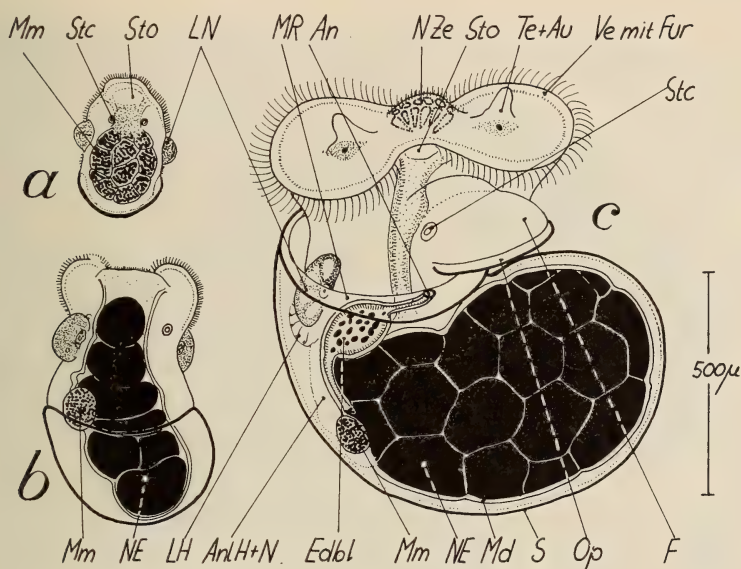


ABB. 76.

Buccinum undatum

Entwicklungsstadien (schematisiert nach PORTMANN).

- a: Larve vor der Nähreieraufnahme.
 b: Veliger zu Beginn der Nähreieraufnahme.
 c: Veliger im Höhepunkt der Nähreieraufnahme.

Zur Anatomie des Veligers.

Sowohl die vakuolöse Ausdifferenzierung der Mitteldarmdrüse als auch die Ausbildung von Sekretzellen im Mitteldarm setzen nach der Nähreieraufnahme ein (vgl. Abb. 78). Die Leber, welche noch vor dem Schlüpfen Falten bildet, setzt sich erst nach Bildung der Schalenwindungen vom Magen ab. Der schon vor dem Durchbruch des Schlundes zum Mitteldarm entstehende Enddarm ist mit einer grossen, cilienbestandenen transitorischen Enddarmblase (Abb. 76, 107) versehen. Diese besteht aus einer mit sehr dünnem Epithel und Muskelfasern versehenen kontraktilen Blase, welche

die Dotterplättchen aus dem Mitteldarm zu der afterwärts gelegenen Cilienzone transportiert. Durch den Schlag dieser Wimpern werden die Dottermassen mechanisch zerkleinert und zur Resorption in die Mitteldarmdrüse zurücktransportiert.

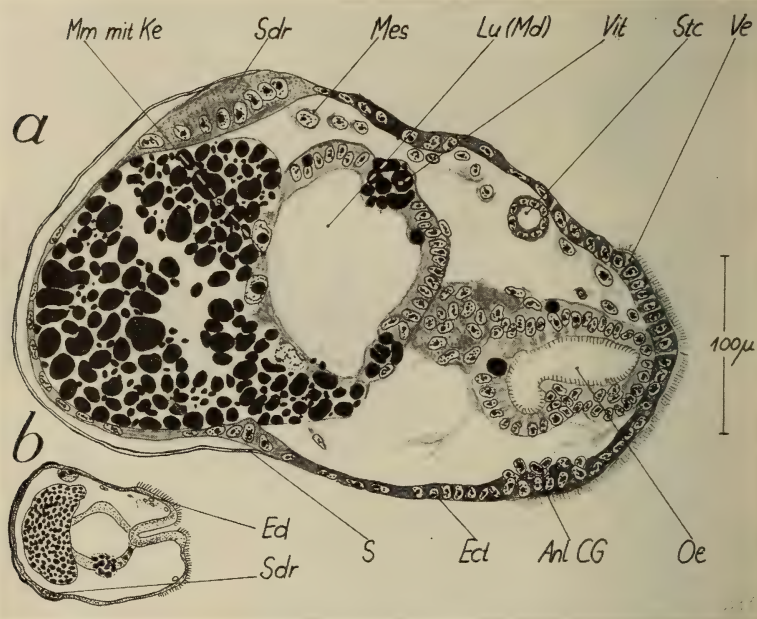


ABB. 77.

Buccinum undatum

Horizontalschnitte durch Larven vor der Nähreieraufnahme (b stark verkleinert). Die Macromeren bilden noch wesentliche Teile des Mitteldarmepithels.

a: auf der Höhe der Schalendrüse.

b: im Gebiet der Enddarmanlage.

Der bei frühen Veligern auch in manchen, v.a. entodermalen Zellen (vgl. Abb. 77) noch vorkommende Protoleciith ist grössten-theils in den ursprünglich ein Stück der Mitteldarmwand bildenden, in Bezug auf ihr Kernverhalten gleichwertigen vier Macromeren konzentriert. Später wird — zumindest zeitweilig — die sehr grosse Dotterplättchen enthaltende Macromerenregion aus dem Darm-epithel isoliert (Abb. 79).

Alle larvalen, eine zeitlang gemeinsam mit den adulten (Larvalherz, Larvalniere) funktionierenden Organe sind gut ausgebildet, doch werden die Hautvakuolenzellen (besonders auf der Kopfblase) verhältnismässig früh rückgebildet. Der Nachweis des Eindringens von mit Exkretstoffen beladenen Wanderzellen, die sich in den

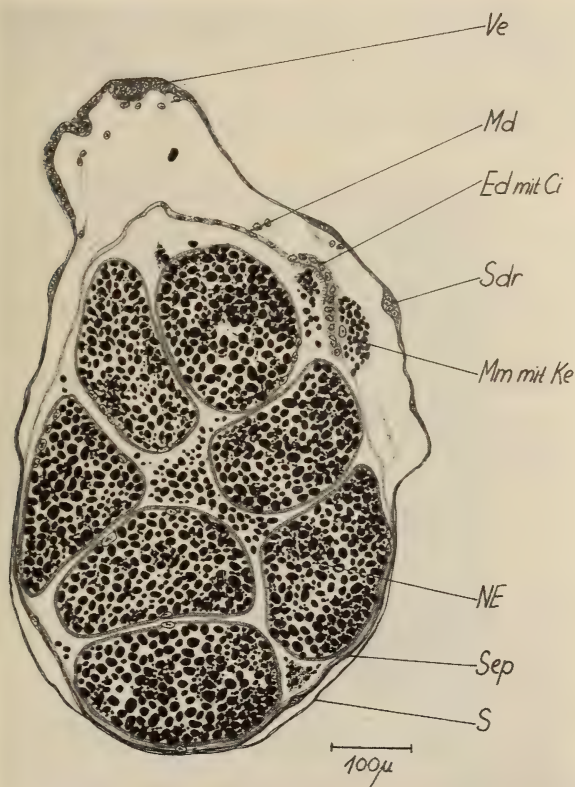


Abb. 78.

Buccinum undatum

Horizontalschnitt eines Embryos während der Nähreieraufnahme. Die Macromerenregion ist bereits aus dem noch durchwegs dünnen Darmepithel ausgegliedert.

Larvalnieren auflösen oder als mit Konkrementen gefüllte „Kristallzellen“ dieselben verlassen, konnte von PORTMANN (1930) erstmals für Prosobranchier an *Buccinum* klar demonstriert werden.

Daneben treten aus den selten auch mehrzelligen, gelegentlich einzelne Dottergranula enthaltenden Larvalnieren auch Flüssigkeitstropfen aus oder es werden ganze Vakuolen abgeschnürt.

Schlüpfzustand.

Das mit einem langen vorstülpbaren Rüssel versehene Kriechstadium ist mit Ausnahme des noch dotterhaltigen Mitteldarmes und der unentwickelten Gonaden stark adultähnlich. Die Schalenlänge variiert zwischen 1400 bis 1828 μ .

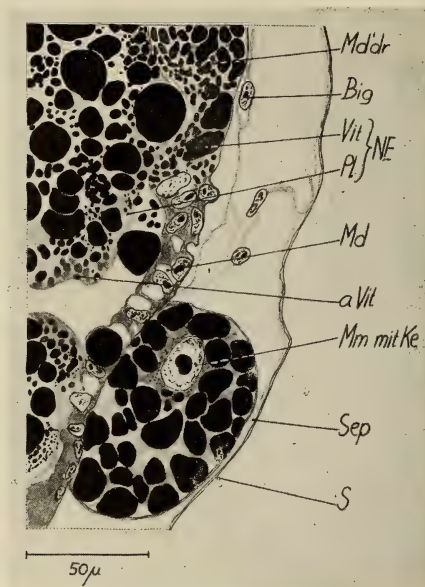


ABB. 79.

Buccinum undatum

Schnitt durch die Macromerenregion (nur ein Kern ist getroffen) eines älteren Veligers mit vergrößerten Vakuolenzellen der Mitteldarmdrüse.

II. TEIL: DIE ENTWICKLUNG DER GASTROPODEN, BEHANDELT IN HINSICHT AUF DIE TRANSITORISCHEN ORGANE, DAS ENTWICKLUNGSMILIEU UND DIE EMBRYONALE ERNÄHRUNG

A. Fortpflanzungsverhältnisse und Frühentwicklung

1. Sexuelle Verhältnisse

Die meisten Prosobranchier sind im Gegensatz zu den Opisthobranchiern und den Pulmonaten getrennten Geschlechtes. Proterandrisch hermaphrodite Arten (Tab. XIII) finden sich fast nur unter den Mesogastropoden; bei einzelnen Arten besteht die Möglichkeit zu Selbstbefruchtung (vgl. etwa DE BONNEVIE und ANKEL).

Parthenogenese wurde nur bei *Hydrobia* (*Paludestrina jenkinsi*; RHEIN, ROTHSCHILD, COOK, THORSON 1946 u.a.) und einigen Melaniiden (JACOB 1954 ff) nachgewiesen. Sie kommt wahrscheinlich auch bei *Planaxis sulcatus* (THORSON 1950) vor; bei *Veloplacenta* sind die Verhältnisse umstritten (HUBENDICK).

2. Gelege.

Die Eier, welche bei manchen Archaeogastropoden noch einzeln abgelegt werden, sind bei den meisten Prosobranchiern durch Gallertbildungen zu Gelegen vereinigt oder in einzelne oder viele Eier umfassende Eikapseln eingeschlossen. Diese können ihrerseits zu teils sehr umfangreichen Laichklumpen vereinigt sein.

Die Kokons, von denen einzelne Schichten auch ausserhalb des Geschlechtstraktes v.a. in Pedaldrüsen (wo speziell die Härtung erfolgt) gebildet werden können, sind oft von sehr kompliziertem Bau. Innerhalb der gleichen Art kann ihre Grösse schwanken (Tab. XIV). Jedes Ei ist von einem Chorion umgeben; die mehr oder weniger umfangreiche perivitelline Flüssigkeit ist meist eiweisshaltig (vgl. etwa Tab. XXXVIII).

In Anbetracht der reichen Literatur (Tab. XV) beschränken wir uns auf eine Zusammenstellung der wichtigsten Gelegeformen (vgl. auch Abb. 80):

1. Die vom Chorion umgebenen Eier werden frei ins Meerwasser abgegeben; dieser u.a. bei *Patella* verwirklichte Modus ermöglicht die künstliche Befruchtung und damit eine genaue Datierung der Stadien.

2. Gallertige oder gelatinöse Umhüllungen vereinigen die Eier zu grösseren Massen oder zu Bändern.
3. Die meisten Prosobranchier-Arten legen ihre Eier in mehr oder weniger kompliziert gebauten Kapseln ab. Meist nach dem Blastulastadium verlieren die Eier ihr Chorion, so dass die heranwachsenden Embryonen in einem gemeinsamen Kapselraum vereinigt sind.

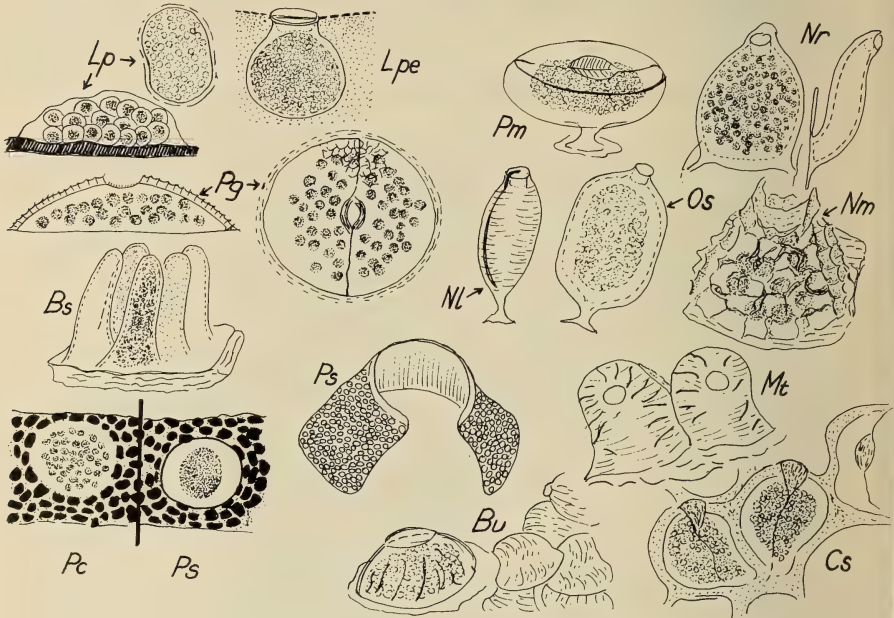


ABB. 80.

Übersicht einiger Laichformen von Prosobranchiern.

1. Die mit Chorion versehenen Eier sind in einer gallertigen Grundmasse eingebettet: *Lacuna pallidula* (Lp).
2. Lange Schläuche ohne Schlüpföffnung stehen auf einer stark faltigen Grundplatte: *Bursa spec.* (Bs).
3. Linsenförmige Gelege mit praeformierter Riss-Stelle und Schlüpföffnung: *Philbertia gracilis* (Ph g).
4. Urnenförmige oder becherartige Kapseln mit praeformierter Riss-Stelle und Schlüpföffnung: (*Pisania maculosa* (Pm), *Nassa reticulata* (Nr), *Nassa mutabilis* (Nm; zusätzliche krausenartige Fortsätze) oder Schlüpfpfropf (*Ocinebra spec.* (Os), *Nucella lapillus* (Nl))).
5. Zu grösseren Gelegen vereinigte Kapseln: *Murex trunculus* (Mt), *Buccinum undatum* (Bu), *Cassidaria spec.* (Cs).
6. Aus Sandkörnern und Gallerte zusammengesetztes Laichband; der Eiraum enthält viele Eier (*Polinices catena* (Pc)) oder nur ein Ei (*Polinices spec.* (Ps)).
7. In Ascidie versenkte Kapsel: *Lamellaria perspicua* (Lpe).

Die Kokons sind gelegentlich gelatinös, meistens aber kompakt; ausser den planktonischen Kapseln ist die Mehrzahl in der Regel auf einem Substrat (Steine, Pflanzen, Schalen) angeheftet. Verschiedene Arten, so die Lamellaridae, legen ihre Kokons in die Tunica von Ascidien. Einige Formen tragen ihre Kapseln auf der weiblichen Schale oder in der Mantelhöhle herum (*Homalogyra atomus*, *Amalthea lissa* (THORSON 1946 u.a.), *Vermetus* (LACAZE-DUTHIERS 1865)) oder bedecken die abgelegten Kokons mit ihrem Fuss (*Acmaca* (CLARK), *Capulus*, *Crepidula* (FRETTER-GRAHAM u.a.)). Verschiedene Heteropoden schleppen ihre Eischnüre (= Nidamentalfilamente (TESCH, OWRE)) mit sich herum. Diese enthalten gegen den Körper des Muttertieres zu junge Stadien (Blastulae), während am freien Ende sich die schlüpfreifen Veliger vorfinden. Als besonders komplizierte Laichformen seien schliesslich die in einem verwickelten Prozess aus Sand und Gallertmassen (vgl. GIGLIOLI) geformten kragenförmigen *Polinices* (*Natica*)-Gelege, sowie die zu einem Schwimmlöss vereinigten Kapseln von *Janthina* erwähnt (FRAENKEL, LAURSEN).

Bei den häufig auf dem Lande lebenden Pulmonaten¹ sind die in einer stark eiweisshaltigen Schicht eingebetteten Eier oft von gallertigen Hüllen, welche Fett, Polysaccharide und wenig Eiweiss enthalten (JURA-GEORGE), umgeben. Bei den Stylommatophoren finden sich gewöhnlich mehr oder minder dicke Kalkschalen.

Die Gallerten verhindern vor allem die Verdunstung; auch spielen sie eine Rolle als allgemeine Schutzorgane und als Nährstofflieferanten für die Periode nach dem Schlüpfen. Nach BLOCH sind sie aber zur Entwicklung nicht nötig. Die Eischale ist der wichtigste Calcium-Lieferant für die Schalenbildung (CARRICK).

3. Viviparität.

Als Vorstufe zur Viviparität müssen sicher die schon erwähnten Formen gelten, welche ihre Kapseln mit dem Fuss zudecken oder innerhalb ihrer Mantelhöhle heranreifen lassen.

Bei den eigentlichen viviparen, von PELSENEER (1935) als „incubateurs“ bezeichneten Formen reifen die Embryonen im Muttertier heran. Dagegen enthält beim ovoviviparen Typ das Gelege bei der Ablage voll entwickelte Embryonen. Dieser letztere Modus findet sich etwa bei Cyclostrematiden, *Melania crenulata* (RAMAMOORTHY) und verschiedenen Opisthobranchiern (*Limacina helicoides*, *Halopsyche gaudichaudi* (PELSENEER 1935)). Über das Vorkommen der besonders von Mesogastropoden und verschiedenen Stylommatophoren (*Clausilia*, *Pupa*, *Helix*, *Vitrina*), aber keinem Basommatophoren bekannten Viviparität gibt

¹ Auch beim Landprosobranchier *Pomatias* ist die Eizelle in eine umfangreiche Eiweiss-Schicht eingelagert.

Tab. XVI Auskunft. Bei allen diesen Formen wird ein Teil des weiblichen Geschlechtsganges, der aber nicht als Uterus bezeichnet werden sollte, zu einem Brutraum umgebaut. Dieser entsteht bei gewissen Arten (z.B. *Littorina saxatilis*) aus dem drüsigen Abschnitt des Oviduktes, während bei anderen Formen die Glandeldrüsen erhalten bleiben können. Der Brutraum ist entweder dünnwandig (*Viviparus*, *Hydrobia*) oder mit Längs- und Querleisten (*Littorina*) ausgestattet, wobei sich bei *Littorina saxatilis* zahlreiche für den Gasaustausch dienende Blutgefäße finden.

Mit Ausnahme von *Veloplacenta*, wo das Velum des Embryos mit dem Uterus des Weibchens eine Art Placenta bildet (HUBENDICK), sind die Eier stets von einer Hüllmembran umgeben und die heranwachsenden Embryonen müssen von den eigenen Nahrungsreserven zehren. Damit hat die Bruttasche nur die Funktion eines Schutzraumes, in welchem bei *Viviparus* ein Teil der Eier überwintern kann. Herausgenommene und ins Seewasser gebrachte Eier entwickeln sich völlig normal (*Littorina* (LINKE), *Viviparus* (OTTO-TOENNIGES)).

Die Zahl der in einem Weibchen gefundenen Embryonen schwankt beträchtlich; die sehr zahlreichen Eier von *Littorina saxatilis* reifen schubweise in Portionen zu etwa 20 Stück:

1—5:	<i>Cremnoconchus</i>
20-30:	<i>Viviparus viviparus</i> , <i>Hydrobia</i>
88:	<i>Viviparus georgianus</i>
11-580:	<i>Planaxis</i>
bis 600:	<i>Littorina rudis</i>
bis über 900:	<i>Littorina saxatilis</i> .

4. Eier.

Auf die etwa bei RAVEN 1958 ff. detailliert geschilderte Eibildung (Oogenese) und die teilweise gut untersuchte Struktur von Kern und Plasma (vgl. auch FRANC 1950a ff.) kann mit Ausnahme des an anderer Stelle (p. 772) behandelten Baues der Nöhreier in dieser Übersicht nicht näher eingegangen werden.

a) Eizahl.

Über die Zahl der pro Weibchen abgelegten Eier finden sich u.a. bei FRETTER-GRAHAM gute Zusammenstellungen.

In Bezug auf die Eizahl pro Chorion müssen die uniovulären, d.h. die nur ein Ei enthaltenden (die Mehrzahl der Gastropoden) von den polyvitellinen (vgl. DE WITT), mehrere Eier bergenden Hüllen gesondert werden.

Über die artlichen Unterschiede orientiert Tab. XVII. Marine Formen besitzen stets eine grössere Eizahl als Festland- und Süsswasserformen, was auch für ovovivi- und vivipare Arten gilt

(vgl. THORSON). Die grössten Werte finden sich bei allen Gruppen übereinstimmend stets bei den Nähreierformen.

b) *Eigrösse*.

Bei den Angaben von Eigrössen ist immer streng zwischen der Grösse der Eizelle (= Ei ohne Chorion) und des Totaleies (= Ei mit perivitelliner Flüssigkeit und Chorion) zu unterscheiden, was leider in den Literaturangaben nicht immer mit der wünschbaren Deutlichkeit geschieht.

Wir verstehen in der Folge unter Eigrösse stets die Grösse der Eizelle; diese ist, wie schon PELSENEER 1910 betont hat, unabhängig von der Adultgrösse der Art. Im Vergleich mit den anderen Unterklassen der Gastropoden sind die artlichen Verschiedenheiten bei den Prosobranchiern am grössten (vgl. auch Tab. XVIII—XXI):

	Minimum (μ):	Maximum (μ):
Prosobranchia	60	1700
Opisthobranchia	60	260
Pulmonata.	67	190:270

Innerhalb der Prosobranchier (Tab. XXII) sind die Grössenunterschiede der einzelnen Arten bei den Archaeogastropoden am geringsten; die kleinsten Eier finden sich aber unter den Mesogastropoden. Die Eimassen bei Nähreierformen sind, wenn man vom umstrittenen und deshalb in der Tabelle nicht berücksichtigten Fulgur absieht, ziemlich ähnlich (vgl. auch Tab. XXXIX).

Generell lassen sich etwa folgende Beziehungen zwischen Eigrösse und Embryonalentwicklung herleiten (vgl. u.a. PELSENEER 1935):

- 1) Bei grossen Eizahlen ist der Eidurchmesser meist bescheiden.
- 2) Freie Eier sind kleiner als die in Kapseln vereinigten; damit sind natürlich auch äusserlich besamte Eizellen kleiner als solche von Formen mit innerer Befruchtung.
- 3) Im Kriechstadium schlüpfende Embryonen gehen aus grösseren Eiern hervor als die freischwimmenden Veliger.
- 4) Süsswasserformen besitzen grössere Eier als marine Arten.

- 5) Bei oviparen Arten ist die Eigrösse geringer als bei Formen mit Brutpflege und bei ovoviviparen und viviparen Typen.
- 6) Schliesslich sollen nach PELSENER den Küstenformen kleinere Eier zukommen als den supracotidalen Formen.

Die Beziehung zwischen der Grösse der Eier und den Schlüpfstadien wird später (p. 761 und 777) diskutiert werden.

5. Furchung und Frühentwicklung

In dieser den bereits organmässig differenzierten Entwicklungsstadien gewidmeten Studie können von der Frühentwicklung nur die für die späteren Erörterungen wichtigen Tatsachen vermittelt werden.

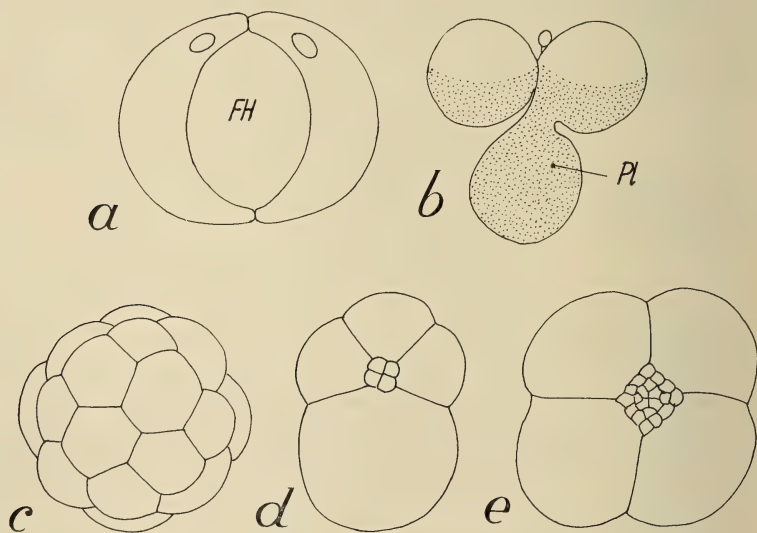


ABB. 81.

Übersicht einiger Furchungsstadien (nach KORSCHOLT-HEIDER 1936 und RAVEN 1958).

- a: Zweizellstadium von *Limnaea stagnalis* mit grosser Furchungshöhle (FH).
 b: Zweizellstadium von *Ilyanassa* mit Pol- oder Dotterlappen (PL).
 c: 16-Zellstadium von *Trochus* mit geringen Unterschieden in der Zellgrösse.
 d: 8-Zellstadium von *Nassa mutabilis* mit sehr grosser 4D-Macromere.
 e: 24-Zellstadium von *Fulgur carica* mit vier sehr grossen Macromeren.

Die holoblastische, totale Spiralfurchung verläuft mehr oder weniger inaequal. Bei vielen Arten sind die vier ersten Blastomeren noch gleich gross, bei anderen dagegen schon die zwei ersten

Furchungszellen inaequal. Je nach dem Dottergehalt variiert bei den folgenden Furchungsstadien der Grössenunterschied zwischen den Makromeren und den von ihnen abgeteilten Mikromeren (Abb. 81c).

Freilich können auch dotterarme Formen (*Fissurella*, *Gibbula* (*Trochus*), Pulmonaten) sehr unterschiedliche Makro- und Mikromeren aufweisen. Viele dotterreiche Arten, welche eine lange Embryonalzeit durchlaufen, zeigen sehr inaequale Makromeren (*Nassa*, *Ilyanassa*, *Urosalpinx*, *Ocinebra* (Abb. 81d)); bei der dotterreichsten Art (*Fulgur*) sind sie dagegen gleich gross (Abb. 81e).

Der Furchungsverlauf ist spiralig, wobei beim dadurch entstehenden „Kreuz der Mollusken“ vier auf Grund einer Konvention als radiär gelegen bezeichnete Zellgruppen die Arme des Kreuzes bilden, während die vergleichbaren Zellen der Anneliden interradiär liegen (KORSCHOLT-HEIDER). Links gewundene Prosobranchier zeigen eine bis auf die frühen Furchungsstadien zurückgehende inverse Spiralfurchung, welche wahrscheinlich schon auf eine unterschiedliche Eistruktur zurückgeführt werden muss.

Der Dotterreichtum beeinflusst den grundlegenden Furchungsverlauf nicht, wohl aber das morphologische Bild (vgl. Abb. 81c ff.), indem die Mikromeren in normaler, rosettenförmiger Anordnung keimscheibenartig über den riesigen, auch als Megameren (FRETTER-GRAHAM) bezeichneten Makromeren liegen. Die aus der 4D-Makromere abgespaltene 4d-Zelle ist der Ursprungsort für den Mesentoblast. Der Ectomesoblast — auch als sekundäres Mesoderm oder Mesenchym bezeichnet — nimmt dagegen seinen Ursprung vom dritten, z.T. auch vom zweiten Mikromerenquartett¹.

Besonders bei dotterreichen Arten (*Nassa*, *Ilyanassa*, *Ocinebra*, *Urosalpinx*, *Fulgur*) wurde die auch von *Dentalium*, *Chaetopterus* und den Myzostomiden bekannte Bildung des Pol- oder Dotterlappens nachgewiesen. Dieser Eibezirk (Abb. 81b) entsteht bei der ersten Teilung als dotterhaltiger mit einer Blastomere verbundener Sack, wird später aber wieder mit der D-Blastomere vereinigt. Er spielt eine Rolle in Bezug auf die Determination des Mesoblastes und die Lage der Furchungsspindeln und scheint auch eine wichtige organogenetische Funktion auszuüben (vgl. MORGAN 1933 ff. und CLEMENT 1952 ff.).

¹ Bei *Patella* soll die 4D-Makromere ausschliesslich Mesoblast bilden.

Gelegentlich schon während den ersten Furchungsstadien treten zwischen den Blastomeren Hohlräume auf (Abb. 81a), besonders bei Pulmonaten. Diese Furchungshöhlen spielen bei den osmotischen Stoffwechselvorgängen und bei der frühembryonalen Aufnahme von Kapselflüssigkeit durch Pinocytose (vgl. p. 744) eine bedeutende Rolle (ELBERS-BLUEMINK).

Bei dotterarmen Keimen kommt es manchmal zur Ausbildung einer typischen Blastula (Coeloblastula), wie etwa bei *Patella*, *Bithynia*, *Viviparus*, *Limax* und *Planorbis*. Bei *Bithynia* und *Vivi-*

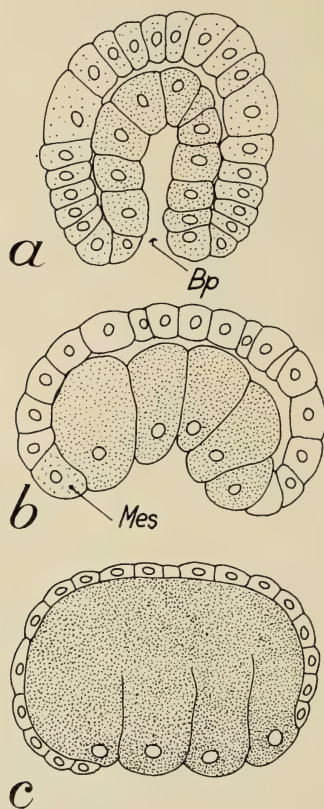


ABB. 82.

Übersicht einiger Gastrulationsstadien mit dem Übergang der Invaginationsgastrula des dotterarmen Eies (a) zur epibolischen Umwachsungsgastrula bei dotterreichen Eiern (b und c) (nach KORSCHULT-HEIDER 1936).

a: *Viviparus viviparus*;

b: *Littorina obtusata*;

c: *Crepidula fornicata*.

Bp: Blastoporus.

parus schwindet diese Furchungshöhle infolge Abplattung der Blastula. Abgeplattete Blastulae kommen auch den Heteropoden, *Littorina* und *Pomatias* zu.

Die dotterreichen Prosobranchier besitzen dagegen eine Sterroblastula mit einer minimalen oder fehlenden Furchungshöhle (*Crepidula*, *Nassa*, *Fulgur*, *Fusus*, *Nucella*, *Urosalpinx*, etc. (Abb. 82)).

Entsprechend dem Bau der Blastula ist, im Gegensatz zu den stets invaginierenden Opisthobranchierkeimen, eine embolische Invaginationsgastrula selten, und es zeigen sich alle Übergänge der Epibolie, wobei im typischen Fall die Mikromeren keimscheibenartig die Makromeren umwachsen. Bei *Fulgur* (Abb. 83) sind dabei die schon vor dem Blastoporusverschluss auftretenden Organanlagen in ringförmiger Anordnung verteilt, was stark an die Keimscheibe der Cephalopoden erinnert ¹.

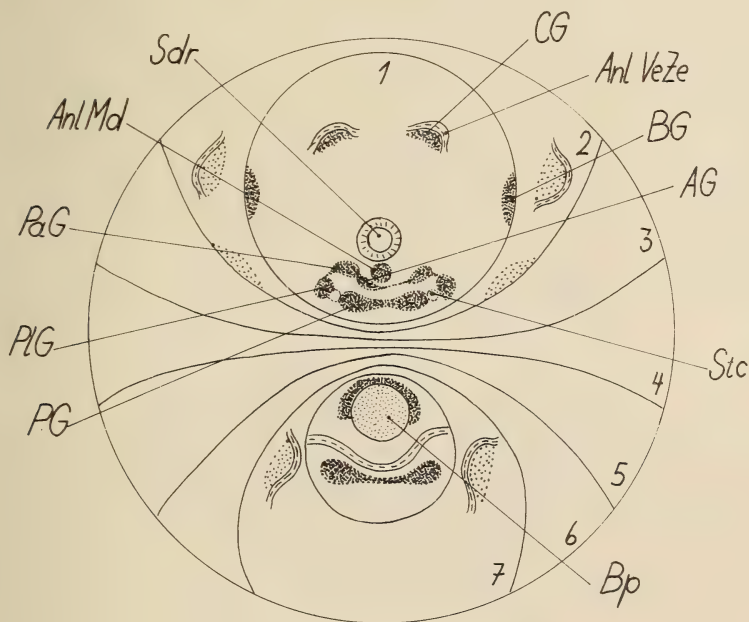


Abb. 83.

Fulgur carica.

Übersicht über das Vorwachsen (Stadien 1 bis 8) der keimscheibenartigen Organanlagen über das Ei (nach CONKLIN 1907).

¹ Dabei darf natürlich keinesfalls an eine Homologisierung der zwei Entwicklungstypen gedacht werden (vgl. pg. 791).

6. Übersicht der Entwicklungsstadien.

Wir gebrauchen im folgenden die eingebürgerten klassischen Bezeichnungen (vgl. Abb. 91); es sei aber darauf hingewiesen, dass uns die Bezeichnung „Trochophora“ nicht glücklich gewählt scheint, verführt sie doch zu Homologisierungen mit der in manchen Einzelheiten und in der weiteren Entwicklung stark differierenden Anneliden-Trochophora (vgl. pg. 719).

a) *Trochophora* (Vorveliger).

Diese Larvenform (Abb. 1a) tritt bei den sich durch eine freischwimmende Blastula auszeichnenden Arten als freies Larvenstadium auf (*Haliotis*, *Patella*, *Patina*, *Acmaea*, *Gibbula*, *Monodonta*, *Tricolia*). Sie besitzt einen einfachen oder doppelten prae-oralen Wimperkranz (Prototroch), welcher ein nicht retraktiles, kaum vorstehendes Velum umgürtet, und ein apicales Wimperbüschel. Larvalnieren fehlen, dafür kommen bei *Viviparus* und

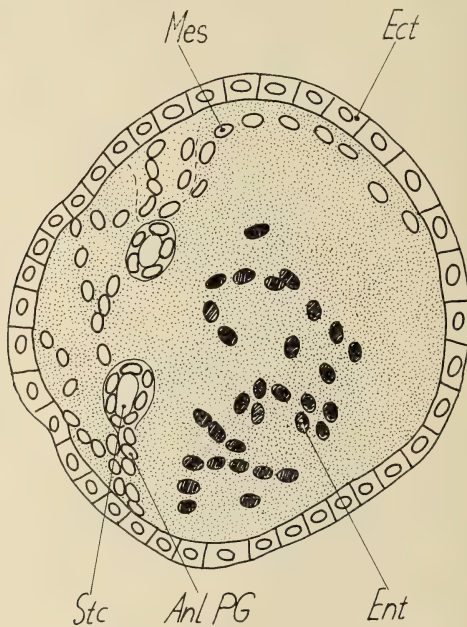


Abb. 84.

Melania crenulata

Sagittalschnitt des intrakapsulären Trochophora-Stadiums (nach RAMAMOORTHY 1955). Das Entoderm füllt als Nährmasse das ganze Innere des Embryos aus.

Bithynia — beide freilich mit intrakapsulärer Trochophora-transitorische Protonephridien vor. Zu diesen Organen treten aber sehr bald die Anlagen von molluskentypischen Organen, wie Fuss, Statocysten, Schalendrüse und Radulatasche, so dass nur kurzfristig Ähnlichkeiten mit den Anneliden bestehen. Die Enddarmbildung geschieht erst spät. Zudem ist, wie manche innerhalb der Eikapsel durchlaufene, als „Trochophora“ bezeichnete Stadien (Abb. 84 für einen Melaniden) zeigen, der Bau infolge der umfangreichen Nährstoffreserven meist stark abgewandelt.

In Anbetracht der Tatsache, dass die Molluskentrochophora schon sehr früh die molluskentypischen Organe anlegt und die Mesoderm-Verhältnisse gänzlich von der Annelidenlarve differieren, fragt es sich, ob es bei Weichtieren sinnvoll ist, den Namen „Trochophora“ beizubehalten. Wir plädieren hier für die Bezeichnung „Vorveliger“.

Zur phylogenetischen Bedeutung der Larve sei erwähnt, dass McBRIDE die mit der Annelidentrochophora parallel gesetzte Trochophora der Mollusken als ancestrale Adultform bezeichnet hat, von der aus sich die heutigen erwachsenen Formen der Mollusken und Anneliden herausgebildet haben sollen. PORTMANN plädiert für eine allgemeine polyphyletische Anpassung ans planktonische Leben. Seine Ansicht scheint uns richtiger, besonders wenn man an die schon von GARSTANG betonten frühembryonalen Abänderungen der Mollusken- gegenüber der Annelidentrochophora denkt. Man beachte für die Gastropoden auch die unterschiedlichen Trochophoraformen bei den Archaeogastropoden-Arten. Auch die äusserlich trochophoraähnlichen planktonischen Larven der verschiedensten Tierklassen (Pilidium, Actinotrocha, Tornaria, etc.) sprechen für PORTMANN's Auffassung.

b) *Reisinger-Stadium*.

RIEDL, der in der direkten Entwicklung ohne langlebiges Larvenstadium den ursprünglichen Entwicklungszustand der Mollusken sehen möchte, hat anlässlich der Beschreibung der Ontogenese von *Rhodopeveranii* dieses Stadium (Abb. 85) als primäre Larvenform einzuführen versucht.

Die wichtigsten Merkmale des laut RIEDL auch bei Süsswasser-Basommatophoren und vielen Prosobranchiern vorkommenden Reisinger-Stadiums sind:

1. die caudodorsale, sich nicht einsenkende Schalendrüse;
2. die nach ventrofrontal verschobene Mundöffnung;
3. die die frontale Hälfte des Embryos in Kopfhügel und Fuss zerlegenden Oberlippen oder Velarwülste;
4. die auf Mundfeld und Stomodaeum begrenzte oder den ganzen Vorderkörper umgreifende Bewimperung;

5. die dorsalen Cerebro-Pleuralganglien (mit Augen) und die ventralen Pedalganglien (mit Statocysten);
6. das erste Paar der ursprünglich ventrocaudal liegenden Nephridien und die gleichzeitige Differenzierung des Entoderms (gilt nur für *Rhodope*).

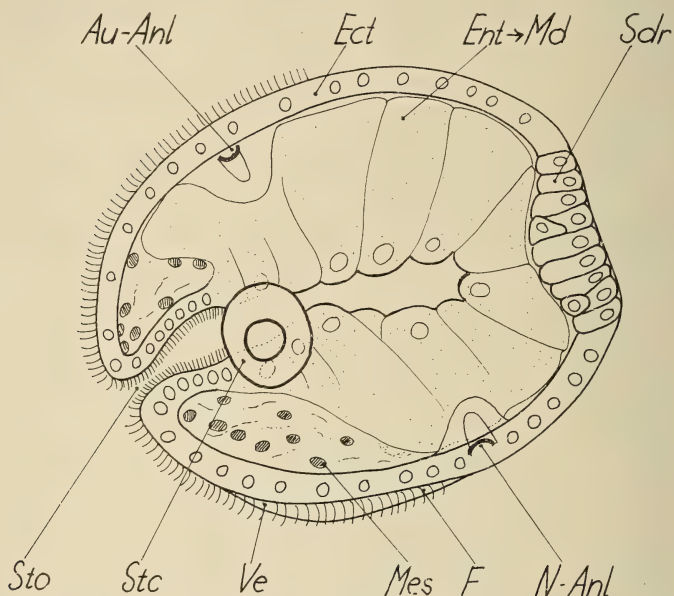


ABB. 85.

Rhodope veranii

Sagittalschnitt des Reisinger-Stadiums (nach RIEDL 1960). Die Anlagen der Ganglien sind nicht getroffen.

Infolge der stark abgewandelten direkten Entwicklung der auch systematisch noch nicht sicher eingeordneten euthyneuren *Rhodope* (Verhalten der Schalendrüse und der wohl angelegten, aber bald verschwindenden Radulatasche, starkes Auswachsen in rostrocaudaler, in der Protostomierachse PORTMANN's orientierten Richtung) scheint es uns gewagt, dieses Stadium auf die anderen Ontogenesetypen übertragen zu wollen. Frühstadien von *Nucella* (*Purpura*), *Fusus* und andere Spezialisten etwa zeigen grosse Anpassungen an die embryonale Ernährung, welche einem Vergleich mit *Rhodope* entgegenstehen.

Bei vielen Nöhreierformen könnte man geradezu ein „Fress-Stadium“ (vgl. p. 768) gleichwertig dem Veliger gegenüberstellen. In Anbetracht der grossen artlichen Differenzen würde aber dessen genaue Definierung auf beträchtliche Schwierigkeiten stossen!

c) Veliger.

Die typischen Organe des Veligers (Tab. XXIII), der von LOWRANCE auch als Posttrochophora bezeichnet wurde, finden sich in etwas unterschiedlicher Ausbildung zumindest bei allen planktonischen Larven, v.a. der Mesogastropoden und Stenoglossen. Auch allen marinen Prosobranchiern, welche nach einem längeren Kapselleben als weitgehend ausgebildete Jungschnecken schlüpfen,

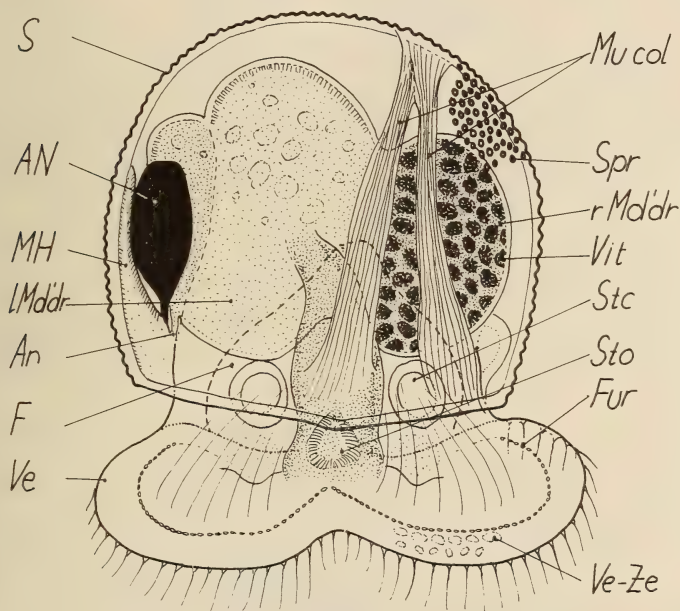


ABB. 86.

Philine quadripartita

Fast schlüpfreifer Veliger (von frontal).

Der rechte Lappen der Mitteldarmdrüse enthält noch sehr viel Dotter;
die Anahiere ist dunkelrot.

kommen diese Organe zu. Sie können freilich an die veränderten oekologischen Bedingungen angepasst sein (Hautvakuolenzellen, Darmstruktur etc.). Bei einigen Arten ist etwa das Velum stark verkleinert, bei anderen dagegen im Zusammenhang mit einem Funktionswechsel (*Cassidaria spec.* - Nähreierdrehung; *Pisania*-Atmung) sehr kräftig ausgebildet (vgl. p. 730).

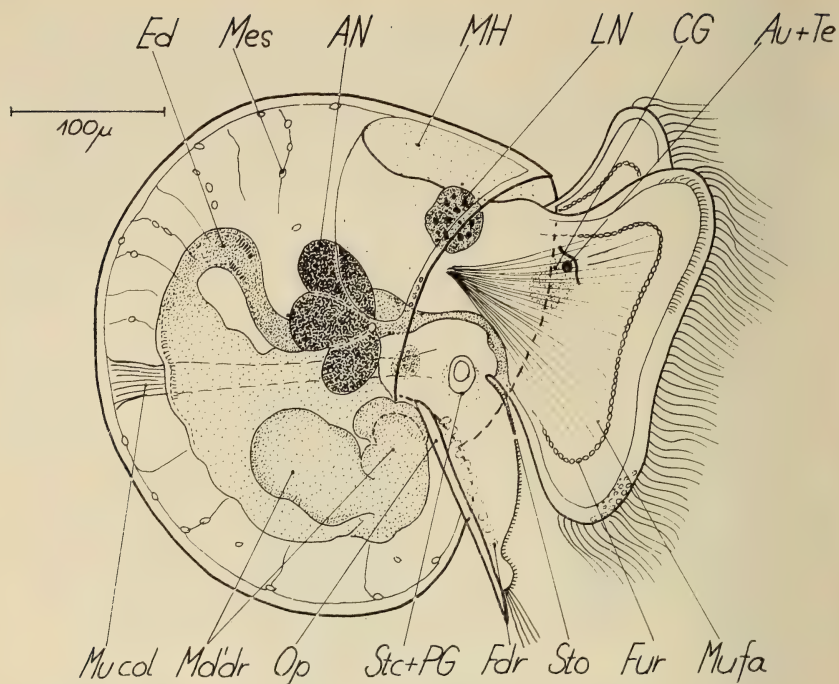


ABB. 87.

Archidoris tuberculata

Schlüpfreifer Veliger (von lateral).

Der ganze Darmtrakt und die Analnieren sind weitgehend transparent.

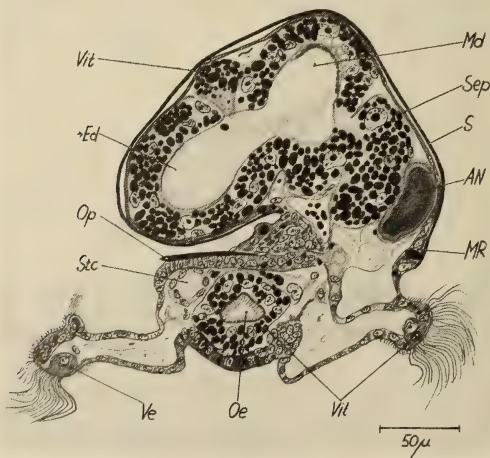


ABB. 88.

Archidoris tuberculata

Frontalschnitt eines schlüpfreifen Veligers.

Bei Land- (*Pomatias*) und Süßwasserformen (v.a. Pulmonaten) fehlen manche transitorischen Organe des typischen Veligers; sie werden aber durch andere larvale Bildungen ersetzt. Daher darf auch hier, entgegen manchen Autoren, nicht von einer direkten Entwicklung gesprochen werden (vgl. p. 784).

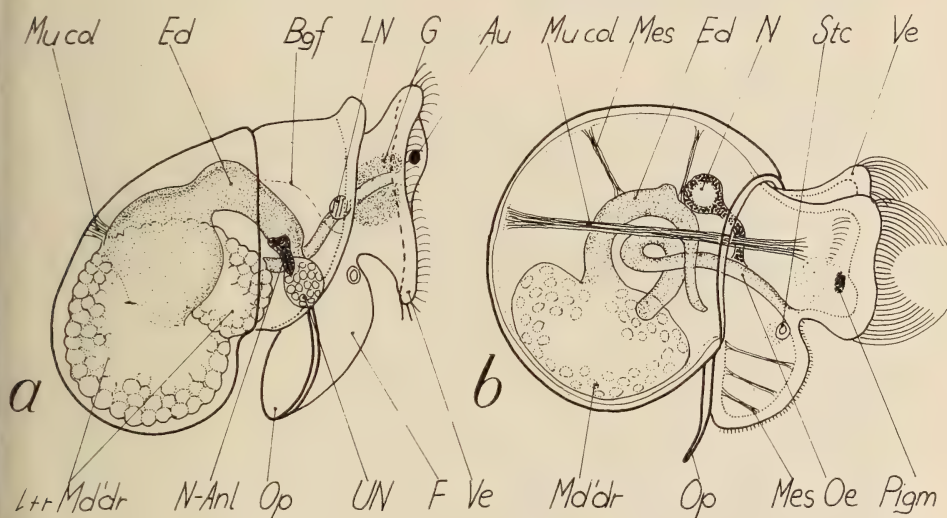


ABB. 89.

Veliger von Pulmonaten (von lateral).

- a: *Onchidella celtica*: intrakapsulärer Veliger (schematisiert nach FRETTER 1943) mit Operculum und drei Nierentypen (definitive Niere (N-Anl), Urniere (UN) und Larvalniere (LN)).
- b: *Amphibola crenata*: freischwimmender Veliger (schematisiert und ergänzt nach FARNIE 1924) mit Operculum und im Gebiet der späteren Tentakelanlagen liegendem Velarpigment.

Entsprechend den unterschiedlichen Embryonalentwicklungen (v.a. in Bezug auf Dauer und embryonale Nährstoffversorgung) sind die Veliger im Schlüpfmoment ziemlich differierend gebaut (Tab. XXIV). Daher kann sich das Veligerstadium postembryonal, besonders was die Grösse des Velums betrifft, noch beträchtlich verändern und sich teilweise erst nach einer monatelangen planktonischen Phase umzuwandeln beginnen. Während fast alle Opisthobranchier als Veliger schlüpfen (Abb. 86-88), ist dieses Stadium bei Pulmonaten (Abb. 89) selten. Es findet sich als im Eiweiss schwimm-

endes Kapselstadium bei *Onchidella* (FRETTER 1943) und als freischwimmende Form bei *Amphibola* (FARNIE). Auch bei den folgenden Arten sollen Veliger vorkommen, doch sind die meisten Angaben noch nicht gesichert: *Scarabas*, *Auricularia*, *Siphonaria siphon*¹, *Melampus coffeus*, *Detracia parana* sowie ev. bei Vaginuliden (vgl. SEMPER, PELSENEER 1935, THORSON 1940, MORRISON 1953 ff., MARCUS-MARCUS 1963).

d) *Veliconcha*.

Dieses zwar häufige, aber bei pelagischer Jugendphase meist erst beträchtliche Zeit nach dem Schlüpfen erreichte Stadium (vgl. WERNER) kann weniger scharf umrissen werden. Es handelt sich um weit entwickelte, in der Regel mit den Anlagen aller adulten Organe und stets einem kräftigen Propodium ausgestattete Larven, welche bei Entfaltung ihres sonst meist retrahierten Velums noch schwimmen können, aber die benthische Lebensweise der Adultform schon weitgehend angenommen haben und vorwiegend kriechen (vgl. auch p. 655).

Unter den Prosobranchiern schlüpfen in diesem Stadium etwa *Polinices* spec., *Nassa mutabilis* und einige *Conus*-Arten. Auch einige wenige Opisthobranchier wie *Adalaria proxima* (THOMPSON), *Aeolidia diffusa* (RISBEC 1928) und *Bulla hydatis* (BERRILL) verlassen die Eihüllen in weit entwickeltem Zustand und können schon kriechen, sodass auch hier im Grunde von einer *Veliconcha* gesprochen werden müsste.

e) *Kriechstadium*.

Das Velum ist reduziert (selten noch in Rudimenten vorhanden) und die Jungtiere können nurmehr kriechen. Sie gleichen mit Ausnahme der fast immer unentwickelten Gonaden schon stark den Adulttieren. Im einzelnen bestehen aber besonders in Bezug auf die Pallialorgane und den Darmbau (Nahrungsreserven und Struktur der Mitteldarmdrüse) grosse Unterschiede (Tab. XXIV).

Die Pulmonaten schlüpfen fast ausnahmslos im äusserlich adult-ähnlichen Kriechstadium mit noch unentwickelten Gonaden. Bei den

¹ *Siphonaria kurrachensis*, eine Form des iranischen Golfes, schlüpft dagegen im Kriechstadium.

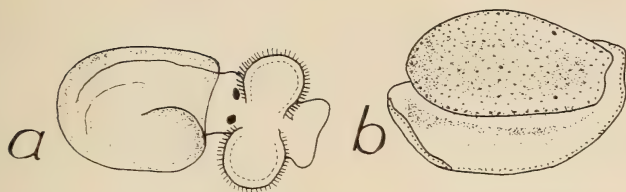


ABB. 90.

Weit entwickelte Schlüpfstadien von Opisthobranchiern.

a: *Bulla hydatidis* (nach BERRILL 1931).

Die mit einem schon grossen Fuss schlüpfenden Veliger können bereits kriechen.

b: *Runcina setoensis* (nach BABA-HAMATANI 1959).

Die 600 μ langen Kriechstadien schlüpfen in adultähnlichem Zustand, nachdem die Metamorphose schon innerhalb der Eihüllen abgelaufen ist.

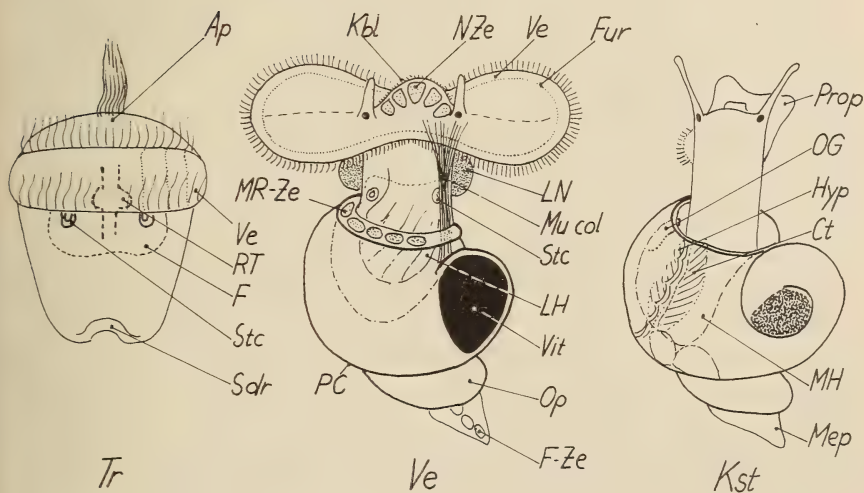


ABB. 91.

Die typischen Entwicklungsstadien der Prosobranchier (von dorsal):
Trochophora (Tr), Veliger (Vel) und Kriechstadium (Kst).

Vgl. dazu die Tabellen XXIII und XXIV.

PC: Protoconch (Larvenschale).

seltenen Kriechstadien der Opisthobranchier (vgl. Abb. 90) sind Kiemen und Gonaden¹ meist erst wenig entwickelt²:

<i>Cenia cocksi</i>	PELSENEER 1911
<i>Runcina setoensis</i>	BABA-HAMATANI 1959
<i>Runcina (Pelta) coronata</i> ³	VAYSSIÈRE 1900
<i>Okadaia elegans</i>	BABA 1937
<i>Vayssiera caledonica</i>	RISBEC 1928
<i>Doridopsis limbata</i>	TCHANO-SI 1931
	(zit. PELSENEER 1935).

Wie freilich BABA (1936-38) gezeigt hat, ist etwa *Okadaia* im Schlüpfmoment nur äusserlich adultähnlich; ausser dem Nervensystem sind alle visceralen Organe noch nicht voll entwickelt. Niere, Herz und Gonaden sind sogar erst in Form von Zellhaufen angelegt.

B. Transitorische (larvale) Organe

1. *Velum*.

Die beidseitige laterale, die Anlagen von Augen und Tentakeln⁴ umschliessende Ausstülpung der Kopfblase wurde erstmals von FORSKALL als Velum bezeichnet. Die von verschiedenen Autoren versuchte Homologisierung mit dem Prototroch der Annelidentrochophora (vgl. MEAD, TORREY, DELSMAN) findet u.a. ihre Stütze bei *Patella* (vgl. Abb. 1), wo sich bei der Trochophora ein zweiteiliger leicht in die zwei Cilienkränze des Veligers überzuführender Prototroch findet. Bei *Gibbula (Trochus)* und *Haliotis* ist freilich der Prototroch nur monotrocheal. Auch die Tatsache, dass die hintere Velarhälfte in die Kopfblase übergeht, macht die direkte Zurückführung auf Annelidenverhältnisse fraglich.

Bei Formen mit freischwimmendem Veliger kann das Velum, welches bei allen Prosobranchiern ontogenetisch sehr früh erscheint,⁵ sehr umfangreich werden (Abb. 27); der Hauptausbau fällt aber meist in die postembryonale Phase (vgl. Abb. 12, 26 und 27).

¹ Immerhin legt *Vayssiera* 10 Tage nach der Geburt bereits Eier.

² Über eine im Kriechstadium schlüpfende *Trinchesia*-Art ist zur Zeit an der Zoologischen Anstalt Basel eine Studie in Arbeit (A. PORTMANN-E. FIORONI).

³ Schlüpft noch mit beträchtlichen Dotterreserven.

⁴ Bei einigen Arten wird lange nur ein Tentakel ausgebildet (z.B. *Triforis perversa*, *Philbertia purpurea*).

⁵ Bei *Patella* und anderen vor der Gastrulation, bei *Gibbula (Trochus)*; SALENSKY 1872) als allererste Organanlage.

Bei *Acmaea*, *Patella*, *Haliotis* und *Fissurella* ist das Velum ringförmig (Abb. 1 ff.), bei den anderen Arten aber immer in Form von zwei deutlich vom Kopf abstehenden Lappen ausgebildet, welche gelegentlich ungleich gross sind (*Bithium*, *Cerithiopsis*, *Triforis*). Bei gewissen Archaeogastropoden kann das Velum einlappig bleiben, bei den übrigen Vorderkiemern wird es zwei oder mehrlappig (bis zu 12 Lappen bei den von DAWYDOFF beschriebenen Veligern). Bei den nach langer Kapselzeit im Kriechstadium schlüpfenden Arten kann das Velum fehlen (*Pomatias*), klein bleiben (Abb. 16, 29, 58, 70) oder aber im Zusammenhang mit einem Funktionswechsel (vgl. p. 782) umfangreich werden (Abb. 24, 38, 75).

Bei Opisthobranchiern bleibt das meist rundliche, ausser bei den Doridiern nicht voll einziehbare, von CARTER detailliert beschriebene Velum klein und fehlt bei Arten mit „direkter“ Entwicklung oder ist nur noch angedeutet (z.B. *Okadaia*). Bei *Tergipes* beispielsweise besteht es nur aus 60-70 Zellen (SELENKA 1871). Doch sind die Cilien des durch Verschmelzung aus zwei Reihen entstandenen Wimperkranzes (FOL 1875) sehr lang (Abb. 87) und können bei *Analogium striatum* ein Drittel der Länge des Totalveligers erreichen (RISBEC 1928). Zusätzliche Reihen kleiner Cilien bilden gelegentlich eine untere Nahrungsrinne. Obwohl die Cilien des Fusses oft an der Bewegung mitbeteiligt sind, schwimmen die Veliger nur 10-20, selten 30-60 Sekunden hintereinander (PELSENEER).

Unter den Pulmonaten zeichnen sich die freischwimmenden Veliger von *Amphibola* durch ein grosses, pigmentiertes Velum aus (Abb. 89b). Da sich bei den übrigen Arten die Funktion auf die Bewegung des Embryos in der Nährflüssigkeit beschränkt, bleibt das Velum mit Ausnahme von *Onchidella* (Abb. 89a) klein. Bei *Physa* kommen nur zeitweilig Cilien vor (WIERZEJSKI). *Planorbis* soll nach RABL keine Wimpern mehr aufweisen; bei *Helix* schliesslich findet sich das Velum, welches bei *Limax*, *Arion* und *Agriolimax* (CARRICK, MEISENHEIMER, u.a.) völlig fehlt, nur noch als minimale Anlage.

Die Anordnung der von KNIGHT-JONES bezüglich ihrer Bewegungen analysierten Cilien ist bei allen Arten gleich. Zwischen dem äusseren aus kleinen und grossen Wimpern bestehenden praeoralen Cilienkranz und den inneren postoralen Cilien liegt die von kleinen Cilien ausgekleidete Futterrinne (food groove, gouttière nutritive (vgl. p. 675)), welche bei einzelnen Arten auch Schleim absondert (vgl. LEBOUR 1931).

Die im Cilienbereich hohen Velarzellen enthalten unterhalb des Basalkörnersaumes grosse, mit Vitalfarbstoffen selektiv anfärb-

bare Vakuolen. Auch bei Opisthobranchiern, denen die anderen für die Prosobranchier so typischen Hautvakuolenzellen abgehen, sind die velaren Randzellen stark entwickelt. (vgl. RAVEN 1958).

Im Hohlraum zwischen den Epithelien, der durch ein oder mehrere Velarsepten unterteilt ist (Abb. 3), zirkuliert die v.a. durch den Larvalherzpuls bewegte Leibeshöhlenflüssigkeit. Ausser isolierten Mesoblastzellen finden sich Pigmentzellen von verschiedener Farbe (Abb. 19, 27, 38), welche besonders bei lange planktonisch lebenden Veligern am Velumrand sehr zahlreich sind und zusammenhängende Musterungen bilden können.

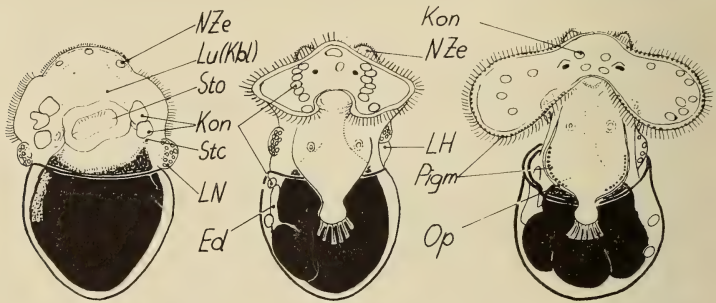


ABB. 92.

„Konkrementveliger“

Ventralansicht einiger Veligerstadien (auf gleiche Grösse gebracht) zur Darstellung der Ausbreitung der Konkrementzellen.

Andere Mesoblastzellen haben bei einigen Arten ¹ in ihr Plasma (der Kern liegt meist exzentrisch) gelbliche bis olivegrüne Kristalle ² eingelagert und werden deshalb von uns als Konkrementzellen (=tâches pigmentaires) bezeichnet (Abb. 3, 4; 92 und 93). Alle mit Konkrementen versehenen Arten tragen ihr Velum innerhalb der Kapsel nach abwärts gewendet. Die ursprünglich rundlichen Zellen bilden erst im Laufe der Zeit Kristalle aus und senden später in chromatophorenähnlicher Weise Ausläufer aus (Abb. 93). Die ersten dieser Zellen treten bei den noch augenlosen Larven in

¹ z.B. *Crepidula fornicata*, *Lamellaria*, *Mangelia*, *Trophon*, *Bela*, *Philbertia gracilis*, *Mitra*, *Conus leopardus*, unsere „Konkrementveliger“ u.a. (vgl. THORSON, LEBOUR und KOHN 1961).

² Im Durchlicht sind die Konkremeute grau bis schwarz und werden bei Zugabe von Cocain orange.

der Statocystenregion auf (Abb. 92), sammeln sich in Augennähe, um schliesslich an die Velarperipherie zu wandern, wo bei den meisten Arten eine regelmässige Reihe gebildet wird. Bei *Crepidula* und einigen Konkrementveligern finden sich solche Zellen auch vereinzelt im Fuss, Mantelrand, Eingeweidesack und zwischen den Tentakeln.



ABB. 93.

„Konkrementveliger“

Konkrementzellen des Velums des jungen (a) und des alten Veligers (b).

Der Velumretraktor, der sich im Velum in einzelne Fasern aufspaltet, steht meist mit dem Musculus columellaris in Verbindung. Bei *Haliotis*, wo der larvale Retraktormuskel eine wichtige Rolle bei der hier in zwei Phasen ablaufenden Torsion spielt, sind die Muskeln dagegen unabhängig. Der Velumretraktor dient bei dieser Art später zum Festheften der Mantelfalte an die Schale; der definitive Columellarmuskel entsteht dagegen im Verlaufe der zweiten Torsionsphase neu aus der rechtsseitigen Pedalmuskulatur (CROFTS).

Die primäre, bei allen planktontischen Veligern verwirklichte Funktion ist das Schwimmen; dabei ist die Velumgrösse abhängig von der Dauer der planktontischen Phase¹ (vgl. LEBOUR und PELSENEER 1935). Bei extremen Planktonern werden zusätzliche Loben² und gelegentlich grosse Wimperbüschel ausgebildet (DAWYDOFF). Aber auch bei Kapselformen (incl. einigen Pulmonaten!) erfolgt die Fortbewegung durch die Kapselflüssigkeit mit

¹ Veliger des chinesischen Meeres können teilweise einen Velumdurchmesser von 15 mm erreichen.

² Sechslappig bei *Lamellaria*, *Aporrhais pes pelecani*, Heteropoden (*Atlanta* u.a.), *Strombus*, *Chenopus*, etc. (vgl. LEBOUR und ANKEL); vier- bis zwölflobig bei Veligern aus dem chinesischen Meer (DAWYDOFF).

Hilfe des Velums. — Die auf dem Untergrund liegende Veliconcha von *Conus pennaceus* hält ihr Velum in die Höhe, und das Tier wird durch den Schlag der Velarcilien über das Substrat gezogen.

Mit dem Schwimmen ist der automatisch erfolgende Transport von Futterpartikeln in der Futterrinne gekoppelt. Diese dient auch der Zirkulation von Dotterplättchen bei Nähreierdrehern (Abb. 46, 48). Bei diesen helfen die grossen Cilien bei der Nähreierdrehung mit (Abb. 36, 46, 48); doch können sie auch bei den die Nähreier auf-

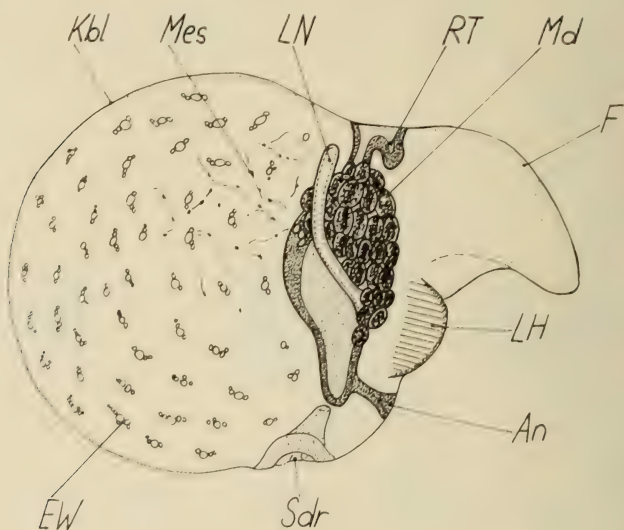


Abb. 94.

Helix pomatias

10 Tage alter Embryo (von lateral;
nach FOL 1879/80).

saugenden Formen durch ihr Schlagen den Schluckvorgang fördern. Bei *Polinices catena* schliesslich werden die zusammengepappten Nähreiermassen mittels der schlagenden Velarcilien zerkleinert.

Bei Kapselformen kann das Velum eine wichtige Rolle beim Stoffwechsel spielen, sei es als transitorisches Atmungsorgan (v.a. Gasaustausch zwischen Leibeshöhlenflüssigkeit und perivitellinem Raum) bei *Ocenebra* und *Pisania* oder sei es bei der Mithilfe zur Zirkulation der mit Verdauungstoffen angereicherten perivitellinen Flüssigkeit. Bei *Veloplacenta* (HUBENDICK) bildet das cilienlose Velum mit dem Uterus der Mutter eine Art Placenta. — Die Tat-

sache des Vorkommens von umfangreichen Velarlappen bei Kapselformen widerspricht einer häufig vertretenen Ansicht, dass das Velum bei diesen Entwicklungsformen stets reduziert sei.

Bei der während der Metamorphose ablaufenden Rückbildung kann das ganze Velum (*Patella*, *Acmaea*, *Fissurella*, *Ocenebra* (RISBEC 1937, von FRANC 1940 bestritten), *Adalaria* (THOMPSON)) abgeworfen werden. Wenn sich nur der Velarrand ablöst (*Crepidula fornicata*), zerfällt der übrige Teil des Organes zellig. Viele Opisthobranchier und *Onchidella* (FRETTER 1943) werfen nur die Cilien ab. Entgegen den Gewohnheiten der Lamellibranchier (COLE, zit. WERNER) werden die abgeworfenen Velarteile nur selten von den Jungschnecken aufgefressen (*Crepidula*, *Murex erinaceus*).

Bei den meisten Kapselformen erfolgt eine allmähliche Rückbildung (vgl. etwa Abb. 68), wobei einzelne Cilien abgeworfen werden können. — Bei *Pisania* dauert der Abbau ca. eine Woche.

Besonders bei Opisthobranchiern (Wimperkränze bei Gymnosomen, zwei rundliche laterale Erhebungen bei *Fimbria* (*Tethys*)) und Pulmonaten (als Labialpalpen und Mundtentakel (*Onchidella* u.a.)) können einzelne Velarteile postembryonal erhalten bleiben.

2. Kopf- und Fussblase.

Die Kopfblase (= cephalische Blase oder cephalische Masse (CREEK)), bei *Trophon* zweiblasig, liegt in unscharfer Abgrenzung oberhalb des Velums und geht gegen die Mantelhöhle zu ins Larvalherz über. Sie kommt wahrscheinlich allen Prosobranchiern zu (vgl. Abb. 22, 29, 34, 35, 36, 75 etc.), bleibt aber oft klein. Gross ist sie bei *Fusus*, *Pisania*, *Bursa* und besonders bei *Calyptraea*, wo sie zeitweilig ein Drittel der Körperlänge erreichen soll (SALENSKY 1872). Bei *Pomatias* bedeckt die cephalische Masse, welche die Entwicklung des Visceraltraktes lange verzögert, zeitweilig bis zu drei Viertel der Oberfläche des Keimes.

Bei den Prosobranchiern wirkt die Kopfblase zusammen mit dem Velum, welche ja beide von strömender Körperflüssigkeit erfüllt sind, als larvales Atmungsorgan, welches als Hauptsitz der Hautvakuolenzellen (vgl. pg 744) auch sonst eine freilich noch wenig untersuchte wichtige Rolle für den Stoffwechsel innehat. Bei *Nassa*-Arten (Abb. 19, 22) werden mit ihr die Nackenzellen sockelartig vorgewölbt. Die Cilien der Nackenzellen tragen zur Strömung

der Kapsel­flüssigkeit und dadurch zum Stoff­aus­tausch bei; bei *Bursa* helfen sie bei der Nähreierdrehung mit (Abb. 36). Die cephal­e Masse von *Pomatias* schliesslich dient zur Aufnahme und Speicherung von Eiweissen (Abb. 34).

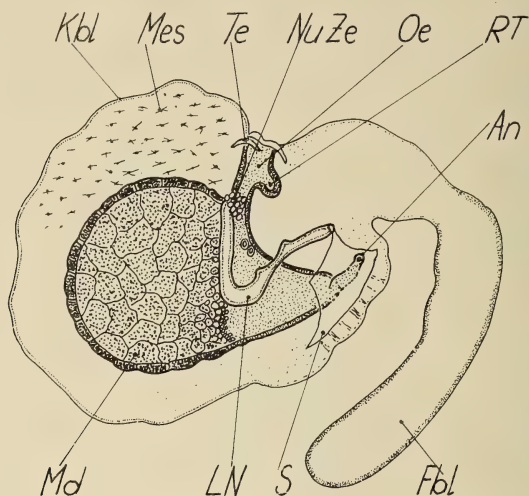


ABB. 95.

Arion rufus.

Etwa 6-tägiger Embryo (von lateral;
nach FOL 1879/80).

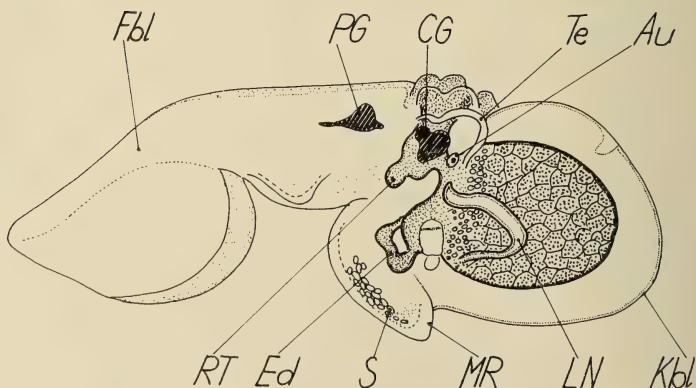


ABB. 96.

Limax maximus.

Alter Embryo (von lateral;
nach FOL 1879/80).

Bei Pulmonaten, speziell den Land-Stylommatophoren, ist die Kopfblase (= Cephalocyste, Nacken- oder Velarsinus, membranöser Sack) besonders stark entwickelt (vgl. Abb. 94—96, sowie das die maximal grosse Kopfblase von *Achatina marginata* demonstrierende Bild bei DE LARAMBERGHUE). Sie enthält in ihrem Innern den zum Darm gehörenden Eiweiss-Sack und anfänglich wenige, später mehr Mesoblastzellen; der Ectoblast birgt teilweise Fett-Tröpfchen (*Limax* (MEISENHEIMER)). Entgegen FOL und GEGENBAUR wird die zur Zirkulation der Haemolymphe und zur Atmung dienende Kopfblase nur passiv von den langsamen Pulsationen (ca. 10 Schläge pro Minute) der Fussblase (= Podocyste, hinterer kontraktile Sack; vgl. auch Tab. XV) mitbewegt.

Dieser kontraktile, bei *Clausilia* (SCHMIDT 1895) zweizipflige Fuss-Sinus enthält regelmässig angeordnete dorso-ventrale Muskelelemente und ein aufgeblasenes dünnepitheliales Ende¹. Die bei *Arion* (FOL 1879/80) zylindrische, meist aber seitlich stark verbreiterte Fussblase wächst mit der Zeit stark dorsal aus (extrem bei *Helix waltoni* (SARASIN-SARASIN) und *Achatina marginata*) und kann dann bei gewissen Arten als Atmungsorgan die ganze Innenfläche der Eimembran austapezieren.

Beide embryonal schon früh, meist auf dem Trochophorastadium angelegten Organe werden noch vor dem Schlüpfen reduziert. Die schrumpfende Kopfblase bildet schliesslich die dünnwandige Umhüllung des Eiweiss-Sackes, während die Podocyste als feine Blase abgeworfen wird (FOL, MEISENHEIMER).

3. Larvalherz

Das auch als Embryonal-, Nacken- oder Nuchalherz (VON ERLANGER) (=Sinus superficial contractile (PELSENEER)) bezeichnete Larvalherz (SEMPER) wurde von LEYDIG (1856) entdeckt. Es kommt als kontraktile oberhalb der Kopfblase weitgehend in der Mantelhöhle gelegene unpaare Ausstülpung² in unterschiedlicher Grösse v.a. den Mesogastropoden, Stenoglossen und den Opisthobranchiern — wo es klein bleibt — zu, gleichgültig ob es sich um Kapselformen oder bald schlüpfende Veliger handelt. (Tab. XVI und Abb. 19, 22, 23, 29, 38, 48, 58, 62, 70, 75).

Das meist ausserhalb der Mantelhöhle entstehende, entgegen vielen Literaturangaben neben dem unbewimperten ectodermalen

¹ Unter den Prosobranchiern besitzen *Pisania* und *Ocinebra* blasig aufgetriebene Metapodien, welche sich mit den Pulmonaten-Podocysten vergleichen lassen. — Bei verschiedenen Opisthobranchiern (FOL 1875) ist das Metapodium kontraktile.

² Bei *Nassa reticulata* relativ häufig, bei *Ocinebra* und *Pisania* gelegentlich, treten auch paarige Larvalherzen auf.

Epithel mesoblastische Muskelzellen enthaltende Larvalherz ist ursprünglich etwas seitlich verschoben und gelangt unter dem Einfluss der Torsion in seine mediane Lage. Dies gilt auch für das Larvalherz der Pulmonaten, welches nach FOL aber nicht unbedingt mit den Prosobranchier-Verhältnissen homologisiert werden darf.

Das nur bei aus der Schale expandierten Tieren arbeitende, in Abhängigkeit von Alter und Temperatur stehende, aber meist rasch pulsierende Larvalherz (Tab. XXVII) lässt die gesamte Körperflüssigkeit pulsieren, wobei es zu einem Austausch der bei Prosobranchiern vor allem im Velum mit Sauerstoff angereicherten Körperflüssigkeit zwischen Velum, Fuss und Leibeshöhle kommt. Bei Pulmonaten immer und bei einzelnen Arten der Prosobranchier und Opisthobranchier (*Actaeon* (VOGT; zit. CLAPARÈDE), *Viviparus* u.a.) kann diese Zirkulation durch Kontraktionen des Fusses unterstützt werden.

Im Vergleich mit den anderen transitorischen Organen wird das Larvalherz erst spät angelegt; bei Formen, welche Nöhreier verschlingen, erscheint es erst nach der Nöhreieraufnahme. Da seine Funktion weitgehend mit dem Velum korreliert ist, wird es bei früh schlüpfenden Veligern in die planktontische Phase übernommen, beim Kapseltyp dagegen gemeinsam mit dem Velum abgebaut, d.h. unter Schrumpfung ins Epithel der Mantelhöhle übernommen. Infolge der verhältnismässig frühen Differenzierung des definitiven Herzens schlägt das Larvalherz eine zeitlang gemeinsam mit diesem, wobei aber eine Korrelation der Schläge meist ausbleibt.

4. Schale und Operculum.

Die Larvalschale (Protoconch) entsteht bei den Prosobranchiern aus der sehr früh angelegten, ectoblastischen Schalendrüse, welche nach einer ersten Invaginationsphase durch Evagination das Schalenfeld bildet. Bei verschiedenen Arten (*Patella*, *Philbertia*, *Bursa* (Abb. 1,11, 19)) finden sich in der späteren Schalenregion vor der Ausbildung der Schale noch Cilien. An der Bildung der adulten Schale (=Teleconch) hat der Mantelrand entscheidenden Anteil. Bei frühschlüpfenden Formen erfolgt die Kalkabscheidung meist erst nach dem planktontischen Stadium. Speziell durch

die Aufnahme von Nähreiern kann die Ausgestaltung der Schale, welche lange als dünnes Häutchen den „Nähreiersack“ umschliesst, stark verzögert werden (Abb. 58, 66, 70, 76).

Im Gegensatz zu den adult oft nackten Opisthobranchiern, wo der Protoconch ein typisches, genau definierbares, später verlorengehendes Larvalorgan¹ darstellt, bildet die Larvenschale der Prosobranchier meist den Anfang der Adultschale. Immerhin kann deren Struktur stark differieren. So können die definitiven Windungen lockerer werden (*Vermetus*) oder ganz verschwinden (*Caecum*). *Viviparus viviparus* besitzt am Protoconch drei Reihen langer Periostracumhaare, welche später verloren gehen (vgl. ANKEL). Bei *Patella*, *Haliotis*, *Acmaea*, *Fissurella* und anderen wächst die spiralige Schale napfförmig aus (Abb. 1, 2), wobei der gewundene Larvalteil noch lange erhalten bleiben kann. Bei *Fissurella* und einigen Verwandten kommt es postembryonal zudem noch zur Bildung eines Schalenschlitzes, bei *Haliotis* zur Ausgestaltung einer Reihe von über dem Mantelschlitz gelegenen Schalenlöchern. Schliesslich wechseln manche Pyramidelliden trotz gleichbleibender innerer Anatomie die Windungsrichtung und werden rechtsgewunden.

Manche embryonalen Schalen zeichnen sich schon durch Profilierungen (Abb. 3, 12) oder den Besitz eines Siphos aus (Abb. 3, 12, 24, 29, 75); ein Schalensporn (*Nassa reticulata* (Abb. 19),² *Bithium*, *Triphora*, *Cerithiopsis*, alle Turriden etc.) fehlt den intrakapsulären Veligern. Bei manchen Gattungen sind, wie u.a. GOODRICH (1942) an *Viviparus*-Arten gezeigt hat, Artunterschiede schon embryonal zu erkennen.

Einen Spezialfall des Protoconchs bildet die Echinospira (=Scaphoconcha, accessorische Schale), welche aus Conchiolin besteht und durch eine Flüssigkeitsschicht von der sich innerhalb ihr bildenden, aus Conchiolin und Kalk aufgebauten Adultschale getrennt ist. — Die morphologischen Deutungen der Echinospira sind sehr unterschiedlich. Entgegen den Ansichten, dass es sich um zwei ineinandergeschachtelte Schalen handle, steht die neuere Theorie von FRETTER-GRAHAM. Nach ihr soll die Echinospira nur aus einer Schale bestehen, wobei der periostracale und

¹ *Okadaia* legt freilich nie eine Schale an (BABA).

² Nicht aber *Nassa mutabilis*!

der kalkhaltige Schalenteil weiter voneinander entfernt sind als gewöhnlich.

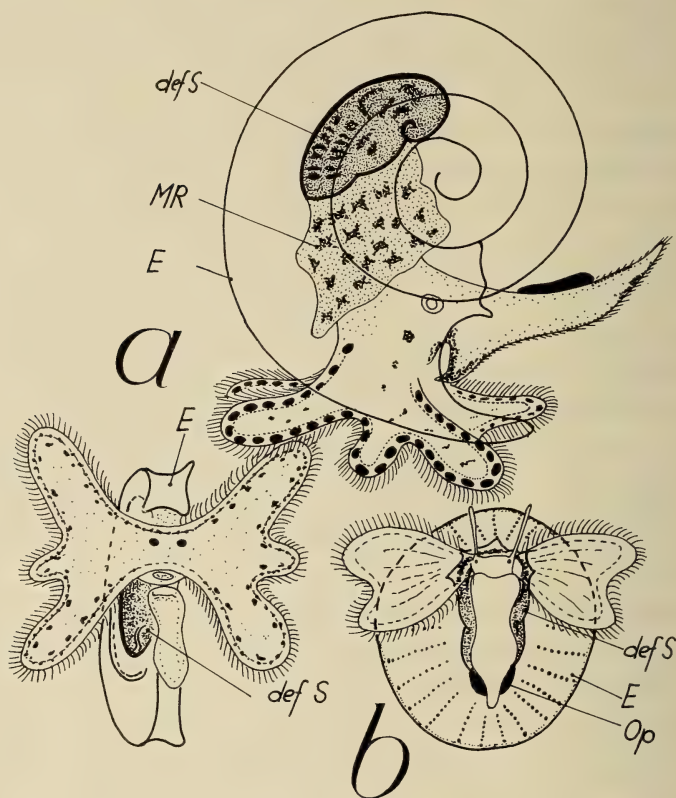


ABB. 97.

Echinospira-Stadien (nach LEBOUR 1935 und FRETTER-GRAHAM 1962).

- a: *Lamellaria perspicua* (von lateral und von ventral) mit kantiger, sehr schmaler Echinospira (E).
 b: *Velutina velutina* (von ventral) mit rundlicher, fast gelatinöser Echinospira.

Echinospira-Schalen, welche kantig (Lamellaridae) oder gerundet und bei *Capulus* und *Velutina* stark gelatinös sein können, kommen nur bei planktontischen Formen mit grossem Velum vor (Tab. XXVIII; Abb. 97).

Bei der erstmals von KROHN (1853) beschriebenen Metamorphose wird die Echinospira abgeworfen, worauf die definitive Schale bei diversen Arten (*Lamellaria*, *Trivia*) vom Mantel umwachsen

wird. Bei *Lamellaria* und *Veluta* verlaufen Abwurf und Metamorphose simultan; *Erato* wirft zuerst die Larvenschale und dann den Operkel ab, während das Velum noch einige Zeit erhalten bleibt.

Im Schlüpfmoment besitzt die Schale sowohl bei Veligern als beim Kriechstadium meist $1\frac{1}{2}$ bis 2 (beim Kriechstadium) Windungen; *Ocenebra* und *Nucella* können es bis zu $2\frac{1}{2}$ Umdrehungen bringen. — Bei planktonischen Veligern wird die Schale vor dem Eintritt der Metamorphose häufig noch beträchtlich ausgebaut (vgl. u.a. FISCHER):

$3\frac{1}{2}$	Windungen bei	<i>Mangelia nebula</i>
$4\frac{1}{2}$	»	bei <i>Cerithiopsis tubercularis</i> und <i>barleei</i> , <i>Philbertia gracilis</i>
5	»	bei <i>Balcis alba</i>
$5\frac{1}{2}$	»	bei <i>Philbertia teres</i>
8—9	»	bei <i>Triphora perversa</i> .

Für die Bestimmung des postembryonalen Verhaltens ist die Schalenapex-Theorie von DALL von Bedeutung geworden. Die auch palaeontologisch verwertbare Lehre lässt sich freilich nur innerhalb des gleichen Genus (THORSON 1950) anwenden. Besitzt der Protoconch einen weiten Apex, so fehlt die pelagische Entwicklung, während sie bei eng gewundenem Apex vorhanden ist.

Das von der dorsalen Fläche des Metapodiums oder gelegentlich von einem durch eine laterale Furche von ihm abgegliederten Fussteil (*Cassidaria echinophora* (Abb. 60)) abgeschiedene Operculum wird bei manchen Arten schon embryonal umfangreich (Abb. 41, 48, 53 etc.), bei *Polinices*-Arten so gross, dass es nicht mehr in die Schalenwindung zurückgezogen werden kann. Bei den Prosobranchiern wird das Operculum meist ins Adultleben übernommen (*Crepidula fornicata*, *Patella* u.a. werfen es ab), während es bei den Opisthobranchiern und den wenigen Pulmonaten, wo es überhaupt ausgebildet wird, bei der Metamorphose verloren geht.

5. Larvale Exkretionsorgane

Wir geben in dieser Arbeit nur eine morphologische Übersicht und verzichten in Anbetracht der noch sehr rudimentären Kenntnisse der Opisthobranchier-Analysen auf eine kritische Diskussion der in Tab. XXX zusammengestellten Homologisierungsversuche.

a) *Larvalnieren*

Bei den bei fast allen Prosobranchiern (Tab. XXIX und XXX) und vielen Opisthobranchiern (Abb. 87) vorkommenden Larvalnieren¹ handelt es sich entgegen verschiedenen Literaturangaben (BOBRETZKY, HEYMONS, MAZZARELLI) stets um rein ectoblastische Organe ohne Ausführgang, welche primär dem Fuss (FRETTER-GRAHAM) zuzuordnen sind, sekundär aber in Beziehung zum Velum stehen können (*Fasciolaria*; GLASER).

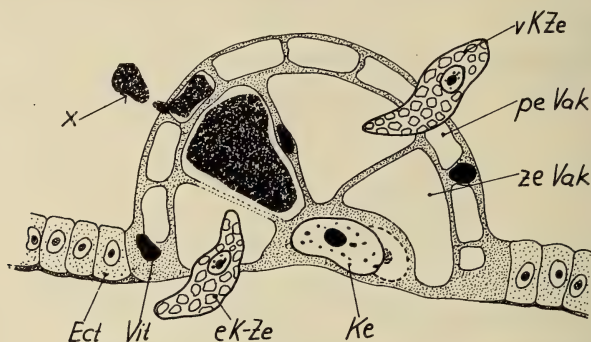


ABB. 98.

Schema der Prosobranchier-Larvalnieren.

eKZe: in die Larvalnieren eindringende,

vKZe: die Larvalnieren verlassende Kristallzelle;

x: Exkretabgabe durch die peripheren Vakuolen in die perivitelline Flüssigkeit.

Im Plasma sind grosse, die Exkretstoffe und wahrscheinlich Eiweiss-Substanzen (Mc MURRICH) enthaltende Vakuolen ausgebildet. Sie sind gewöhnlich in einer peripheren, viele kleine Hohlräume bergenden Schicht (die fehlen kann) und in mehrere sehr grosse Zentralvakuolen, die zu einem riesigen Hohlraum verschmelzen können, aufgeteilt (Abb. 7, 22, 35, 50, 64, 98 etc.).

Bei den meisten Arten sind die Larvalnieren einkernig. Bei *Ocinebra*, *Conus mediterraneus*, *Crepidula*, *Fulgur*, *Buccinum*,

¹ Bei *Pomatias* finden sich seitlich der cephalen Masse von CREEK als Akkumulationsnieren gedeutete Zellkomplexe. Eine Beziehung zu den typischen Prosobranchier-Larvalnieren ist nicht eindeutig nachweisbar, zumal diese Zellen die gleiche Lage wie die Urnieren bei *Agriolimax* einnehmen. Das gleiche gilt für die paarigen, im Velargebiet auftretenden Konkrementzellen der Pulmonaten, die bei *Onchidella* je einen kleinen runden Körper bilden (FRETTER) und bei *Limnaea* und *Planorbis* je aus 3 grossen Ectoblastzellen bestehen (vgl. BUETSCHLI, RABL 1879, VON ERLANGER 1892).

Polinices catena, *Philbertia*, *Bursa*, den „Konkrementveligern“ und bei *Aplysia* finden sich gelegentlich zweikernige Formen. Nach FRANC entsteht bei *Ocinebra aciculata* zu der ursprünglichen Exkretzelle später eine zusätzliche, mit der ersteren verschmelzende Stielzelle. Vielzellige Larvalnieren (meist 4-6) kommen bei „Konkrementveligern“ (Abb. 10), *Bursa*, *Fusus* und *Fasciolaria* (GLASER) vor, wobei bei der letzten Art die durch amitotische Teilungen abgeschnürten Kerne zu zahlreichen Syncytien verwachsen (Abb. 99). Die Larvalnieren von *Fissurella* bestehen beidseitig aus etwa 20 Zellen (BOUTAN 1885).

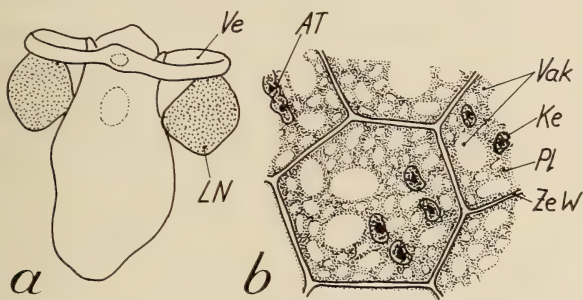


Abb. 99.

Fasciolaria tulipa (nach GLASER 1906):

- a*: älterer Veliger (von ventral) mit frei am Velum hängenden Larvalnieren;
b: Histologischer Bau der mehrzelligen Larvalniere. Eine Zelle enthält jeweils mehrere, durch amitotische Teilungen (AT) entstandene Kerne.

Wie die vielen Abbildungen und Tabelle XXXI demonstrieren, sind die Larvalnieren im Vergleich zur Embryogrösse, besonders bei Kapselformen, ziemlich umfangreich. Bei *Ocinebra* etwa erreichen die im Nacken oft fast miteinander verwachsene Organe nach der Gastrulation zeitweilig einen Viertel der Totallänge, bei *Bursa* sogar die halbe Länge der Embryonen. Andererseits zeichnen sich *Philbertia* durch kleine Larvalnieren aus, während diese bei *Pisania* (Abb. 75) minimal ausgebildet sind oder gelegentlich sogar fehlen können.

Schon innerhalb der Art sind grössere Formvarianten möglich. Lange bandartige Larvalnieren finden sich teilweise bei *Nucella* und *Cassidaria echinophora* (Abb. 59), während die langen bei *Bithynia* geschilderten Ansae von SARASIN wahrscheinlich mit Velumteilen verwechselt worden sind. Besonders bei *Trophon* und

anderen „Konkrementveligern“ bestehen häufig Unterschiede zwischen den beiden Körperseiten des gleichen Tieres; bei *Pisania* fehlen sie gelegentlich auf einer Seite.

Bei manchen Arten scheint sich die Funktion der Larvalnieren auf die Abgabe von aus den Vakuolen stammenden flüssigen Stoffen zu beschränken (Abb. 73); bei *Buccinum*, wo die Verhältnisse eingehend von PORTMANN (1930) studiert worden sind, *Cassidaria spec.*, *Fusus*, *Murex* u. a. lassen sich zusätzlich Wanderzellen (Abb. 50, 64, 98) nachweisen. Die einen, wahrscheinlich als Hauptsekretionszellen funktionierend, dringen in die Larvalnieren-Vakuolen ein, geben ihren Inhalt ab und lösen sich auf. Von den Vakuolen aus, welche sogar platzen können (BOBRETZKY), werden die Exkretstoffe in die perivitelline Flüssigkeit abgegeben. Die anderen, nach der Nähreieraufnahme erscheinenden Amöbocyten (= „Kristallzellen“ (PORTMANN); oft zwei pro Niere) nehmen in der Larvalniere gelb-grüne Kristalle auf und gelangen unter Mitnahme eines Teiles der Vakuolenstoffe nach aussen.

Bei *Pisania* sind durch FRANC weitere amöboide Zellen (20-25 μ gross, mit kleinen Pseudopodien und gelblichen Granula) in Kopfblass und Fuss bekannt geworden, welche nach der Sekretabgabe ans Epithel das Tier verlassen. Auch bei Pulmonaten kommen Amöbocyten vor (MEISENHEIMER; vgl. auch p. 747).

Entgegen der Ansicht von RABL, MC MURRICH u.a. Autoren, welche in den Larvalnieren einfach Velumteile sehen will, besitzen die besonders bei Kapselformen ausgeprägten Larvalnieren somit exkretorische Funktion, wobei häufig die Exkretabgabe durch die vom Larvalherzpuls herrührenden rhythmischen Bewegungen der Larvalnieren gefördert wird. Neben der zweifachen Exkretionsaufgabe (Akkumulationsniere und Abgabe von Ausscheidungen, z.T. in Form von Diffusion in die Kapselflüssigkeit) ist v.a. bei Süsswasserformen (FRETTER-GRAHAM) eine Rolle für Osmoregulation und Wasserhaushalt verbunden.

Die in den Larvalnieren mancher Arten (*Cassidaria*, *Ocinebra*, *Pisania*, *Buccinum*, *Thais*, *Nucella*, *Bursa* etc. (Abb. 35, 98)) vorkommenden Dotterpartikel wurden von FRANC im Sinne einer Dotterverdauung durch die Larvalnieren interpretiert. Die andere mögliche Deutung, dass es sich um Protoleithreste handle, gilt zumindest bei unserer *Ocinebra spec.* nicht, da hier erst sekundär Dotterplättchen im Larvalnierenplasma auftreten.

Ontogenetisch erscheinen die Larvalnieren meist früh während (*Ocinebra*) oder direkt nach der Gastrulation (Abb. 11, 38, 58, 62 etc.), sodass sie den Nühreierformen schon während der Schlingphase, wo sie sich meist stark vergrössern, zur Verfügung stehen. Bei *Fulgur* sollen die Larvalnieren erst nach der Anlage der definitiven Niere angelegt werden (CONKLIN 1907).

Die definitive Niere, welche embryonal bei *Ocinebra spec.* einen zusätzlichen Konkrementsack (Abb. 70) und bei *Nucella*, *Pisania* (Abb. 75) und *Fusus* (Abb. 29) einen sackartig erweiterten Nierengang ausbildet, funktioniert meist eine Zeitlang gemeinsam mit den Larvalnieren. Diese reduzieren sich erst während der Metamorphose. Bei der Rückbildung, welche bei im Kriechstadium schlüpfenden Formen stets innerhalb der Eihüllen erfolgt ¹, schrumpfen die Larvalnieren von innen her. Bei einzelnen Arten (z.B. *Crepidula* (CONKLIN)) lässt sich auch eine Abschnürung beobachten; bei *Fasciolaria* (GLASER) sollen die Larvalnieren abgeworfen werden.

b) Urnieren

Auch diese, besonders bei Pulmonaten (Tab. XXXII) und einigen Prosobranchiern (Tab. XXX) zuerst von GEGENBAUR (1851) und SCHMIDT (1851) aufgefundenen larvalen Exkretionsorgane erscheinen meist früh während der Gastrulation.

Die Genese der im Körperinnern gelegenen paarigen ² und beidseitig vom Stomodaeum über dem Fuss, bzw. unter dem Velum nach aussen mündenden langen gekrümmten Schläuche (Abb. 89, 94, 96), ist noch umstritten. Den wenigen Angaben einer mesoblastischen Herkunft (RABL, VON ERLANGER (für *Viviparus*), WIERZEJSKI, GHOSE) stehen viele Befürworter einer Ectoblastabstammung gegenüber (FOL, WOLFSON, JOURDAIN, MEISENHEIMER, BOETTGER). Schliesslich ist auch die Ansicht einer gemischten meso- und ectoblastischen Genese vertreten worden (DE MEURON, VON ERLANGER (für *Bithynia*), CARRICK).

Die bei terrestrischen Stylommatophoren besonders evoluierten Urnieren dienen zur Flüssigkeitsaufnahme (mittels Cilien) und Speicherung der Stoffwechselprodukte (Konkremente). Sie zeichnen sich

¹ Auch bei *Crepidula fornicata* sind die Larvalnieren im Schlüpfmoment bereits abgebaut.

² Bei *Rhodope* verschwindet die linke Anlage bald (RIEDL).

durch eine Dreigliederung¹ aus; zwischen Land- und Wasserformen bestehen etliche Unterschiede (Tab. XXXIII). Bei den Basommatophoren (Abb. 100) finden sich im Gegensatz dazu stets nur vier Zellen, nämlich zwei Exkretzellen (Haupt- oder Riesenzellen), eine Wimper- und eine ausführende Zelle, wozu sich noch zusätzliche Anheftungszellen

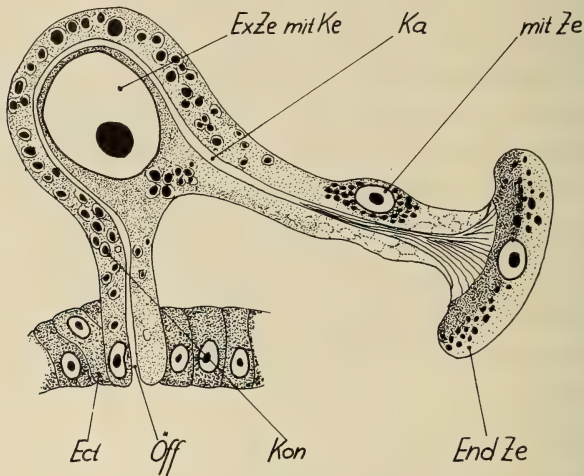


ABB. 100.

Schnitt durch die Urniere eines Basommatophoren (schematisiert nach MEISENHEIMER 1899).

EndZe: bewimperte Endzelle; Ka: Urnierenkanal;
mit Ze: mittlere Zelle;
ExZe: Exkretionszelle;
Öff: äussere Öffnung.

gesellen können. Die aus drei grossen, gegen die Mantelhöhle sich öffnenden Zellen zusammengesetzte Urniere der systematisch umstrittenen *Onchidella* zeigt aberrante, den Analnieren ähnliche Verhältnisse (FRETTER 1943).

Die stetige Zunahme der Vakuolengrösse führt schliesslich zur Degeneration (am 15. bis 16. Tag bei *Limax*); Reste sollen bei *Physa* als schwammige, vacuolöse Riesenzellen erhalten bleiben (WIERZEJSKI).

c) Analnieren

Viele Opisthobranchierveliger besitzen diese paarigen (z.B. *Doto*, *Umbrella*) oder unpaaren (links oder rechts, z.B. *Philina*, *Adalaria*, *Tritonia* (vgl. HADDON)) Bildungen. Es handelt sich um mehrzellige

¹ CARRICK unterscheidet freilich bei *Limax* nur Ausführgang und Exkretionsblase.

(meist 2 bis 3 Zellen), farbige oder helltransparente (Tab. XXXIV), sich in die Mantelhöhle öffnende Organe (Abb. 101).

Im einzelnen ist vieles ungeklärt, so die Frage nach der ecto- oder mesoblastischen Herkunft und der Beziehung zur definitiven Niere, welche laut MAZZARELLI aus der Analnere entstehen soll. Auch das Verhältnis zu den wahrscheinlich exkretorischen Analzellen (RIES-GERSCH, HEYMONS; vgl. auch p. 756), welche beim Wachstum der definitiven Niere degenerieren (SAUNDERS-POOLE) bedarf neuer Untersuchungen. Zudem kommen bei manchen Arten verschiedene ähnliche Organe von unbekannter Bedeutung vor (vgl. etwa HAMATANI).

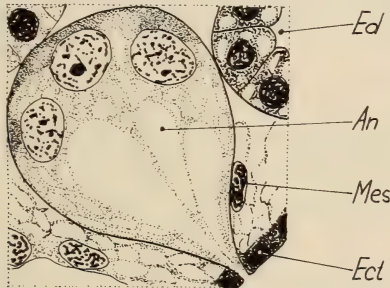


ABB. 101.

Aplysia punctata

Schnitt durch die Analnere (nach SAUNDERS-POOLE 1910).

Die Funktion der bis zum Ende des Larvallebens persistierenden Analnere (FISCHER, THOMPSON) ist sehr wahrscheinlich exkretorisch; schon von LANGERHANS (1873) wurden bei *Acera* und *Doris* Entleerungen beobachtet. In letzter Zeit hat freilich THOMPSON erneut auf die noch nicht eindeutig geklärte Funktion hingewiesen.

d) Weitere Exkretionsorgane

Bei *Fiona* (CASTEEL) und verschiedenen anderen Nudibranchiern (TRINCHESE), sowie bei *Littorina* (DELSMAN) liegt beidseitig vom Oesophag je eine sehr grosse, vakuolenreiche transitorische Zelle. Wir fanden ähnliche Drüsenzellen neben der Speiseröhre der Embryonen von *Philbertia*, *Nassa*, *Bursa* und *Ocinebra* (Abb. 14, 21, 35, 73). Freilich ist auch hier die exkretorische Funktion noch unsicher.

Dies gilt im verstärkten Masse für die Hautvakuolenzellen (= sekundäre larvale Nephrocyten (FRANC)) und die Konkrementzellen im Velum der Prosobranchier, die Nuchalzellen der Pulmonaten und die freien Zellen der Opisthobranchier, so dass diese Organe an anderer Stelle behandelt werden müssen.

Bei Frühstadien von *Philbertia* (Abb. 11) finden sich laterale, sich bei Vitalfärbung ähnlich wie die Larvalnieren tingierende Ectoderm-

bezirke, die eventuell exkretorisch sein könnten. Die sekundären Aussenieren von *Fasciolaria tulipa*, welche auf der Velumunterseite hinter den Larvalnieren und vereinzelt postoral und auf der Kopfblase vorkommen und höchstens ein Drittel der Larvalnierenengrösse erreichen, sind von GLASER zu wenig genau beschrieben worden, um exakt klassifiziert werden zu können. Es könnte sich um Hautvakuolenzellen handeln (vgl. auch FRANC).

Als weitere frühembryonale Exkretionsmöglichkeit könnten schliesslich die schon erwähnten Furchungshöhlen während den ersten Mitosen (vgl. p. 716) genannt werden; die während den Zellteilungen jeweils periodisch ausgestossene Flüssigkeit soll nach MEISENHEIMER Exkretprodukte der Furchungszellen enthalten.

6. Hautvakuolenzellen.

Ectoblastische Vakuolenzellen, die freilich nicht miteinander homologisiert werden dürfen, kommen bei den Embryonen aller Cephalophoren vor (GANINE). Sie sind aber bei Cephalopoden

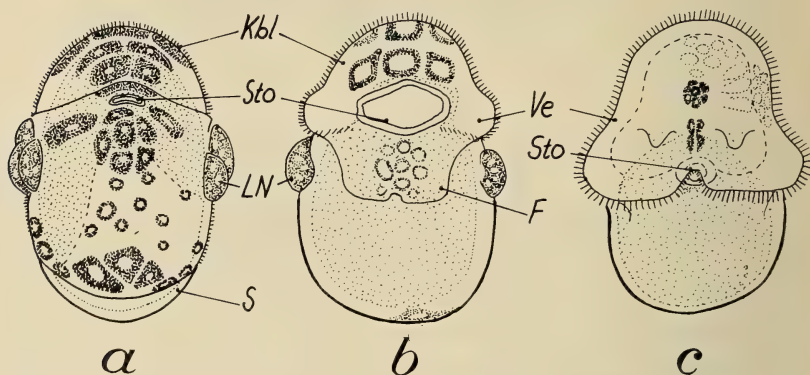


ABB. 102.

Ventralansichten einiger junger Prosobranchier-Veliger zur Demonstration der unterschiedlichen Ausbildung der Hautvakuolenzellen.

- a: *Fusus spec.*,
- b: *Buccinum undatum*,
- c: *Littorina obtusata*.

(FIORONI 1962, 1963) und den Prosobranchiern besonders ausgeprägt. Bei den letzteren treten die speziell auf Kopfblase, Fuss und Mantelrand (Afterregion) liegenden Organe meist schon praetorsional auf (vgl. Abb. 3, 11, 22, 29, 35 etc.)¹. Die von PORTMANN

¹ Unter den Pulmonaten besitzen auch *Planorbis*, *Physa*, *Limnaea* u.a. 6—7 Vakuolenzellen auf der Kopfblase.

(1955) als „cellules caduques“ benannten Zellen, werden auch als sekundäre Larvalnieren oder sekundäre larvale Nephrocyten (FRANC) definiert; in Anbetracht der völligen Unsicherheit hinsicht-

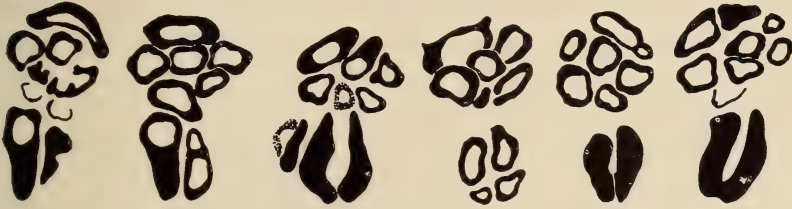


ABB. 103.

Littorina obtusata.

Individuelle Varianten in der Anordnung der Nackenzellen.

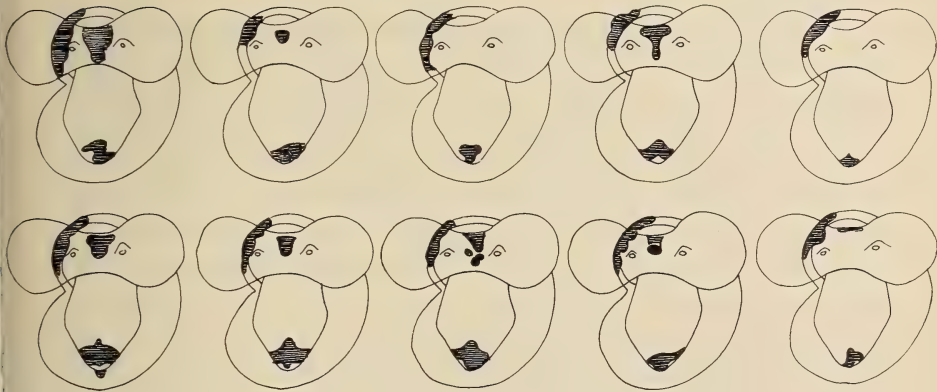


ABB. 104.

Pisania maculosa

Individuelle Varianten in der Ausdehnung der Hautvakuolenzellen auf Kopfblase, Mantelrand und Fuss (schematisiert).

lich der Funktion ziehen wir mit DELSMAN die neutrale Bezeichnung Hautvakuolenzellen vor, wobei wir je nach deren Lage Nacken-, Fuss- und Mantelrandzellen unterscheiden.

Die mit Cilien versehenen Zellen besitzen einen grossen Kern und entweder viele kleinere und grössere (Abb. 43) oder eine sehr

grosse Vakuole (*Philbertia*, Abb. 13). Ihre Grösse und Zahl ist artverschieden und zudem abhängig vom Alter der Embryonen (Abb. 102), wobei auch innerhalb der gleich alten Keime beträchtliche Varianten auftreten (Abb. 103, 104). Bei planktontischen Veligern, aber auch etwa bei *Polinices*-Arten, sind sie meist wenig entwickelt und v.a. auf die Kopfblase beschränkt. Besonders grosse Vakuolenzellen kommen den Nähreierformen zu, wo sie während der Nähreieraufnahme am stärksten ausgebildet sind (Abb. 58, 67, 75, 76). Bei *Nassa*-Arten werden die Nackenzellen häufig mit Hilfe der Kopfblase sockelartig vorgestülpt (Abb. 19, 22).

Cassidaria echinophora und besonders *Philbertia* (Abb. 11 ff.) besitzen sehr grosse Mantelrandzellen; *Pisania*, welcher nur minimale Larvalnieren zukommen¹, zeigt an allen drei Zonen riesige Vakuolenzellen (Abb. 75), ähnlich auch *Conus* und *Columbella* (vgl. FRANC). Bei *Nerita reticulata* werden die Fusszellen derart blasig, dass der Fuss nicht mehr in die Schale zurückgezogen werden kann (RISBEC 1932).

Die Hautvakuolenzellen werden während der Metamorphose abgebaut und sind bei Kriechstadien verschwunden; bei *Pisania* können sie sich, besonders bei starker Vitalfärbung, als bewimperte, in der Folge in der Kapselflüssigkeit flottierende Kugeln ablösen.

Die Bedeutung und Funktion dieses Zelltypus könnte nur mittels vergleichender mikrochemischer und eventuell elektronenoptischer Methoden eindeutig geklärt werden. Beziehungen der Nackenzellen zum besonders bei primitiven Prosobranchiern ausgeprägten, sogenannten Apicalorgan (CONKLIN), bzw. Scheitelorgan der Annelidentrochophora (PELSENEER) und dementsprechend eine Sinnesfunktion scheinen wenig wahrscheinlich. Sicher handelt es sich entgegen Mc MURRICH um keine rudimentären Zellen. Sie sind für den Stoffwechsel der Frühstadien von entscheidender Bedeutung und können, teilweise unterstützt durch die Pulsationen von Kopfblase und Fuss (*Ocinebra*), Stoffe in die Kapselflüssigkeit abgeben. Auf ihre Rolle bei der Nähreierdrehung (*Bursa*) und der Eiweissbewältigung (*Pomatias*) wurde schon früher hingewiesen.

¹ Obgleich sowohl *Philbertia* als auch *Pisania* sehr grosse Hautvakuolenzellen und nur kleine Larvalnieren besitzen, darf nicht ohne weiteres geschlossen werden, dass erstere die Funktion der Larvalnieren übernehmen. Beide Arten besitzen ja eine schon embryonal tätige definitive Niere.

7. Nuchalzellen.

Diese in vielen Einzelheiten noch rätselhaften, von LEREBoullet 1862 entdeckten Zellen (= *cellules nucales* (FOL)) kommen besonders bei Süsswasser-Gastropoden¹ und zwar Prosobranchiern wie Pulmonaten vor; sie fehlen den terrestrischen Pulmonaten und bei *Rhodope*.

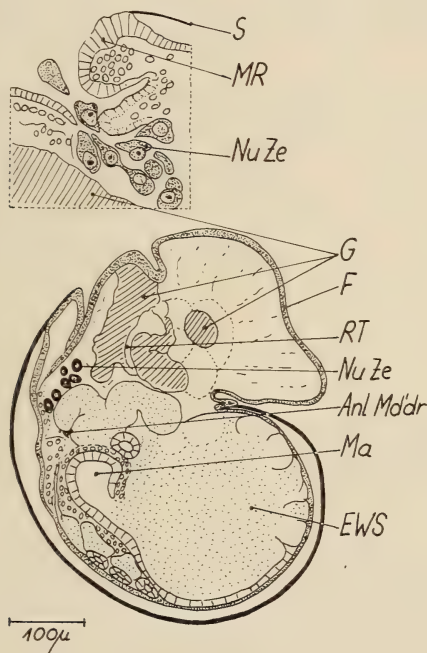


ABB. 105.

Limnaea stagnalis

Schematische Schnitte (nach Bloch 1938) zur Demonstration der Nuchalzellen.

- a: 10-tägiger Embryo mit den in der „Nackenregion“ gelegenen Nuchalzellen;
b: deren Austritt in die perivitelline Flüssigkeit bei einem 11-tägigen Embryo.

Die wahrscheinlich mesoblastischen², runden, ovalen oder unregelmässig polygonalen, sehr grossen, gelegentlich mehrkernigen Zellen (VON ERLANGER) finden sich im Bindegewebe der „Nackenregion“. In ihrem ursprünglich dichten Plasma erscheinen später gelbe Konkreme. Die früh, etwas vor oder zur Zeit der Radulabildung (Bloch)

¹ z.B. *Bithynia*, *Viviparus*, *Pila* (FOL, VON ERLANGER 1891, RANJAH), *Ancylus*, *Limnæa*, *Planorbis*, *Physa* (BLOCH u.a.), *Achatina* (GHOSE).

² Es wird teilweise auch für eine ectoblastische Herkunft plädiert.

auftretenden Zellen bilden ursprünglich paarige Haufen, welche zu einem bei *Pila* hufeisenförmigen (RANJAH), in der Nähe des Oberschlundganglions gelegenen medianen Komplex verschmelzen (Abb. 105).

Sie verschwinden vor dem Schlüpfen und zwar bei *Physa* simultan mit dem Abbau der Urnieren (WIERZEJSKI). Bei *Limnaea* zerfällt ein grosser Teil der sich unter dem Epithel des reduzierten Velums ansammelnden Nuchalzellen; andere verlassen unter Bildung von Hauthöckern schubweise im zweiten Drittel der Embryonalperiode den Embryo, worauf sie sich in der eiweisshaltigen Kapselflüssigkeit verlieren.

Die Funktion der früher als Embryonalhirn (WOLFSON 1880), Anlage der Cerebralganglien (LANKESTER 1874) oder nervöse Elemente (LEREBOULLET) gedeuteten Zellen bleibt unklar (FOL, RABL, RANJAH u.a.). Entgegen von ERLANGER besteht auch kein direkter Zusammenhang mit der Velumreduktion. In Anbetracht der Konkreme, die BLOCH zu einem Vergleich mit den Kristallzellen von *Buccinum* geführt haben, scheint eine exkretorische Funktion nicht ausgeschlossen (vgl. auch GHOSE).

8. „Freie Zellen“.

Im perivitellinen Raum finden sich verschiedene Typen von Zellen, welche mit Ausnahme der auch bei Prosobranchiern auftretenden Polkörper v.a. den Opisthobranchiern zukommen. Trotz der noch nicht beendeten eigenen Untersuchungen — das Ursprungsproblem ist noch völlig ungelöst — müssen diese Elemente kurz erwähnt werden.

Ausser den gelegentlich ausgestossenen, missgebildeten Furchungskugeln (SELENKA 1871)¹ und den wahrscheinlich degenerativen, sich ablösenden, mit Cilien besetzten Velarrandzellen flottieren infolge der Veligerbewegung im Eiraum zusätzliche freie Zellen meist nur eine bei *Doto coronata*, zwei bei verschiedenen Arten, mehrere bei Doridiern, bis sechs bei *Philine* und schliesslich noch mehr bei *Aplysia*. Durch die Bildung von sich mit Vitalfarbstoffen anfärbenden Vakuolen nimmt die Grösse im Laufe der Entwicklung zu, bei *Aplysia* von 3 μ auf 18 μ im Durchmesser.

Bei *Octopus* kommen übrigens ähnliche, sich frühembryonal detachierende, auf bis zu 48 μ im Durchmesser anwachsende und später in zusammenhängenden Massen (in Trichter, zwischen den Armen und dem Kopf, zwischen Mantel und dem Stielpol des Eies) lokalisierte freie Zellen mit Vakuolenbildung vor. — Eine Rolle dieser sich später auflösenden Zellen bei der embryonalen Ausscheidung konnte bisher nicht eindeutig bewiesen werden.

¹ Bei *Tergipes* werden ausser den drei Richtungskörpern häufig 1—10 sich zu Wimperzellen differenzierende Furchungskugeln ausgestossen, welche später von den Embryonen gefressen werden sollen.

C. Verdauungsorgane

Von den transitorischen Organen, zu welchen bei gewissen Prosobranchiern auch die larvale Retraktormuskulatur sowie das bei einigen Stylommatophoren später rückgebildete Osphradium zu zählen sind, trennen wir das Verdauungssystem ab, da es im wesentlichen ins Adulttier übernommen wird. Freilich finden bei allen Prosobranchiern grosse histologische Veränderungen im Epithel der Mitteldarmdrüse statt, und der Albumensack von *Fusus* stellt ein echtes transitorisches Larvalorgan dar.

1. Stomodaeum und Oesophag.

Bei allen Gastropoden sind die bei Frühstadien häufig noch Protoleciithplättchen enthaltenden, sehr vakuolenreichen Zellen des ectodermalen Oesophages mit Cilien ausgestattet, wobei einzelne reihenförmig angeordnete Wimpern stark vergrössert sein können (*Crepidula*)¹. Die Cilien dienen zum Transport der Nährstoffe (Eiweiss, Dotter oder fremde Nahrung bei freischwimmenden Veligern) in den Mitteldarm.

Bei Nähreierformen (Abb. 35, 62, 76, 102) und oft auch bei anderen Keimen (Abb. 12, 16) ist das Stomodaeum stark verbreitert. Während dem Verschlingen der umfangreichen Nähreier (Abb. 106) wird speziell die dorsale Hälfte der teilweise mit Drüsenzellen versehenen (Abb. 47) Speiseröhre stark gedehnt. Die Eiweissaufnahme kann ausserdem durch rhythmische Schluckbewegungen und dem dank dem hochzelligen „Bourrelet de fermeture“ (Abb. 28) möglichen zeitweiligen Verschluss des Stomodaeums erleichtert werden. Bei *Polinices* dient eine kropfartige Erweiterung des Oesophages zur vorläufigen Speicherung der Dotterpartikel, welche anschliessend in den Mitteldarm gelangen (Abb. 41).

Die meisten der Buccalorgane (Rüssel mit Muskulatur, Zungenknorpel, Zungenfalten, stomodeale Taschen, dorsale Buccalpumpe

¹ Bei Pulmonaten sind die während der Eiweissaufnahme tätigen Cilien auf dorsomedianen Wülsten konzentriert. *Agriolimax* und *Limax* besitzen einen, verschiedene Arten zwei (vgl. BOETTGER) und die Basommatophoren drei Wülste (FOL, MEISENHEIMER u.a.). Mit Ausnahme der Landformen (FOL) schwinden später die Wimpern und werden durch eine bei *Onchidella* (JOYEUX-LAFFUE, FRETTER 1943) besonders dicke Cuticularschicht ersetzt.

(*Adalaria* (THOMPSON)), Speicheldrüsen etc. (vgl. Abb. 4, 54)) werden bei Kriechstadien im Verlaufe der späteren Embryogenese angelegt (vgl. etwa Abb. 17 und 52). Gleichzeitig verlängert sich der in der Nähe der Lebersackdivertikel einmündende Vorderdarm (Abb. 5 und 38) stark und wird während der Torsion gewunden (Abb. 68, 75, 79). — Da diesen Verhältnissen eine spätere Studie gilt, beschränken wir uns hier auf einige Angaben über die Radulatasche, welche bei schlüpfenden Kapselformen weit entwickelt¹ ist, schon zahlreiche Zahnreihen abgeschieden hat und häufig ein sofortiges Fressen ermöglicht.

Sie tritt bei Pulmonaten (Abb. 94 ff.) besonders früh vor der Anlage von Enddarm und Anus auf, liegt bei *Physa*, *Helix* und anderen Landformen zuerst im Mundraum ausserhalb des Stomodaeums und gelangt erst während der stomodealen Einstülpung in ihre definitive Lage². Auch bei Opisthobranchiern wird, soweit bekannt, die Radula stets während der Embryonalzeit angelegt.

Bei einer ganzen Anzahl planktonischer Prosobranchier-Veliger (Heteropoden (FOL 1876), *Nassa reticulata*, *Philbertia*, *Trophon* u.a. (Abb. 3, 11, 25)) erscheint die Radula erst postembryonal. Bei anderen Arten der Vorderkiemer ist die Anlage früh schon im Trochophora-Stadium (*Bithynia*, *Crepidula adunca*, *Pomatias*; Abb. 34) oder beim jungen praetorsionalen oder am Anfang der Torsion stehenden Veliger (*Patella*, *Haliotis*, *Calliostoma*, *Nassa mutabilis*, *Bithynia* und vielen anderen (Abb. 1, 2, 22)) in Auswachsung begriffen. Bei den Nähreierformen wird mit Ausnahme von *Ocenebra spec.* die Radula zwar meist schon vor der Nahrungsaufnahme angelegt (vgl. etwa Abb. 106), bleibt aber während derselben in unverändertem embryonalen Differenzierungszustand stehen. Dagegen erlaubt der Modus der Nähreierdrehung (*Cassidaria*) oder der Nähreierzerkleinerung mittels Cilien (*Polinices catena*) ein ungestörtes rasches Auswachsen des Radulasackes. Aehnliche Ontogenesetypen (*Bithynia* besitzt schon vor der Leberanlage, *Viviparus* erst lange danach eine Radulatasche), sowie nahe verwandte Arten (*Nassa*- und *Polinices*arten) zeigen bezüglich

¹ Im engen Halse zwischen Cephalopodium und Pallovisceralkomplex ist die ausgebildete Radula oft spiralig gewunden (z.B. *Fusus*, *Lacuna*, *Littorina*, *Polinices* (Abb. 41) etc.).

² Bei *Rhodope*, welche sich wie *Physa* (WIERZEJSKI) durch eine zweiteilige Anlage der Radulatasche auszeichnet, verstreicht diese bald (14.—17. Embryonaltag) und gelangt nie in die Mundhöhle (RIEDL).

des Zeitpunktes des Auftretens grössere Unterschiede, so dass keineswegs generelle Regeln aufgestellt werden dürfen. Sicher wird, von den oben zitierten Beispielen abgesehen, die Radulaentwicklung durch intensive Nährstoffaufnahme verzögert; doch kann, wie verschiedene planktontische Veliger ohne Radula zeigen, die

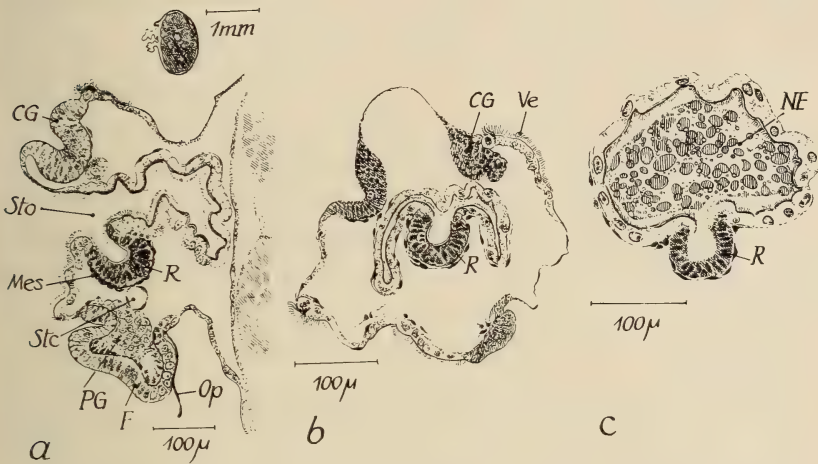


ABB. 106.

Buccinum undatum

Schnitte durch die Radulasche eines Veligers auf dem Höhepunkt der Näreieraufnahme (nach PORTMANN-SANDMEIER 1965).

a: Sagittalschnitt durch den Kopf mit sich abgliedernder Radulasche.
b und c: Querschnitte durch den Vorderdarm.

Während der Näreieraufnahme (c) werden die Zellen des Oesophages gedehnt;
die Radulasche bleibt unverändert.

Retardierung auch aus anderen, für uns vorläufig unbekannten Gründen erfolgen. — Das gleiche gilt übrigens auch für die komplizierten adulten Proboscisformen, welche keineswegs auf Formen mit Näreier oder starker Eiweissernährung beschränkt sind, sondern auch bei Arten mit einer langen planktontischen Veligerphase (z.B. Lamellaridea, Cypraeacea, Cerithiacea, Pyramidellidae) anzutreffen sind.

2. Mitteldarm.

Der ganze übrige Darmtrakt der Mollusken ist entoblastischen Ursprungs, wobei der später in den Magen und die zwei Säcke der

Mitteldarmdrüse (Hepatopankreas, Leber)¹ gegliederte Mitteldarm (Abb. 5) ursprünglich ein einheitliches Lumen bildet (Abb. 7, 13, 16, 28, 35, 47, 60, 66 ff, 76, 77 ff). Dieser füllt bei den Prosobranchier-Frühstadien meist die ganze Schale aus, während sich bei den Opisthobranchiern ein zwischen Eingeweiden und Protoconch gelegener Hohlraum findet (Abb. 86, 87). Die dotterhaltigen Zellen, welche sich weiter furchen oder als nicht weitergeteilte Makromeren sich später zeitweilig vom epithelialen Darmverband loslösen können, bilden dabei anfänglich das der Oesophageinmündung gegenüberliegende Mitteldarmdach (Abb. 7, 13, 35, 77, 88 etc.). Damit findet also eine freilich sehr verschieden stark ausgeprägte Aufteilung des Entoderms in dotterhaltige und dotterarme, den Hauptanteil des Darmtraktes aufbauende Zellen statt, wobei deren Trennung relativ spät (*Viviparus*, *Bithynia*, *Pomatias*) erfolgen kann.

a) Magen.

Der histologisch wenig differenzierte embryonale Magen besitzt bei den einzelnen Arten etwas unterschiedlich verteilte Cilien, besonders zwischen den Einmündungen der weiteren Darmteile und um die Eintrittsstelle des Oesophages (Abb. 13). Sie dienen gemeinsam mit den Enddarmcilien zur Zerkleinerung des Dotters (bei Nöhreierformen), zur Bewegung von verschlungenen Eiweisspartikeln sowie zum Transport der Nährstoffe in die Lebersäcke und erzeugen eine sich bis in die Leber erstreckende kontinuierliche Strömung des Darminhaltes.

Unter den cilienlosen, oft hochzylindrischen Zelltypen (Abb. 17, 25, 41, 53, 68, 74 etc.) fehlen im Gegensatz zur Mitteldarmdrüse grosse Vakuolenzellen. Sekretzellen sind häufig und werden bei *Pomatias* besonders hoch. Im Gebiet der Oesophageinmündung finden sich teilweise isolierte Pakete von sehr grossen Drüsenzellen (Abb. 7 und 14).

Einige Arten besitzen schon während der Embryonalzeit angelegte Sonderbildungen, wie den chitinösen Gastralschild und den Stilettsack bei *Crepidula adunca* und *Melania* oder den Kristall-

¹ Bei Pulmonaten auch als Albumensack (FARNIE), embryonale Eiweissdrüse (MEYER) oder als Mitteldarmsäcke (BOETTGER) bezeichnet. Der Eiweiss- oder Albumensack von *Fusus* ist ebenfalls der Mitteldarmdrüse zugehörig.

stielsack bei *Crepidula fornicata*. Bei verschiedenen Pteropoden ist der Magen mit einer transparenten Platte voll feiner Zähnchen versehen, welche später durch konische Zähne ersetzt werden. Die „Gastric mill“ (BERRILL) von *Bulla hydatis* besteht aus drei Magenzähnen, welche gemeinsam mit den „Setae“ der Buccalmasse wirken. Dieses transitorische Ernährungsorgan ersetzt die Radula, welche im Schlüpfmoment noch unentwickelt ist.

b) Mitteldarmdrüse.

Im Gegensatz zu den Prosobranchiern, wo sich die Leber erst nach der Nähreieraufnahme, bzw. nach der Ausformung der Veligergestalt ausbildet¹, sondert sie sich bei Pulmonaten, mit Ausnahme von *Rhodope*, schon bei der Trochophora (*Amphibola* (FARNIE)), Gastrula (*Agriolimax* (CARRICK)) oder aber direkt nach der Gastrulation (WIERZEJSKI, MEISENHEIMER u.a.) vom Mitteldarmlumen ab. Immerhin erscheinen bei *Viviparus*, *Bithynia*, *Pomatias* und *Littorina* die Leberanlagen schon früh, bei *Pila* sogar schon bei der Verwachsung des Stomodaeums mit dem Magen.

Meist entsteht die Region der Mitteldarmdrüse durch histologische Sonderung (Vakuolenbildung, Abb. 14, 23, 35, 47, 73 ff.) aus dem anfänglich undifferenzierten gemeinsamen Mitteldarmlumen (Abb. 66, 78), während die Ausstülpung der Säcke erst später erfolgt. Bei *Columbella*, *Viviparus*, *Littorina*, *Patella* und *Okadaia* (BABA 1936/38) ist ursprünglich nur eine Anlage vorhanden, während bei den meisten Formen von Anfang an zwei Ausstülpungen, welche freilich zu ungleichen Zeiten erscheinen können (*Pila*, *Pomatias*, alle Konkrementveliger etc.), vorkommen.²

Die Lebersäcke sind mit Ausnahme der Rhipidoglossen (PELSENEER 1910) ungleich gross. Bei *Triforis perversa* (PELSENEER 1926) und einigen Opisthobranchiern (*Doris bilamellata*, *Stiliger niger*, *Alderia* (PELSENEER 1910, RASMUSSEN)) ist der rechte, sich gewöhnlich auch histologisch unterscheidende Sack grösser, bei den

¹ Bei *Columbella rustica* differenzieren sich die aus einer Anlage entstehenden zwei Lappen der Mitteldarmdrüse sogar erst während der Velumreduktion. Bei *Patella* und *Haliotis* tritt die Leber erst posttorsional auf. Unter den Opisthobranchiern soll sich die Leber bei *Hyalocylys* erst vor, bei *Cavolinia* sogar erst nach der Metamorphose ausbilden.

² Unter den Opisthobranchiern bleibt beispielsweise bei *Adalaria* nur ein Lappen erhalten.

meisten anderen aber der linke, durch die Torsion und Volution nach rechts verlagerte und sich bis in die Schalenwindung hinein erstreckende Lappen.

Im Gegensatz zu früheren, auf falschen Deutungen beruhenden Angaben wird, wie schon PELSENER (1910) betont hat, bei Prosobranchiern die Leberbildung vom Protolecith nicht beeinflusst, da dieser in den Makromeren, bzw. dem dotterhaltigen Mitteldarmsack lokalisiert ist und mit der Leberbildung nichts zu tun hat ¹.

Trophon hat ihren beträchtlichen Protolecithvorrat in zwei isolierten Makromeren konzentriert (Abb. 6), wobei die in der Mitteldarmdrüse gelegene Makromere auf die Ausbildung der Vakuolenzellen nicht hemmend einzuwirken vermag.

Dagegen wird die histologische Ausdifferenzierung durch das Verschlingen der Nähreier (kaum aber durch intensive Einweissernährung (Abb. 28)) gehemmt, da nach der Aufnahme die umfangreiche Nähreiermasse (vgl. Abb. 58b, 59, 62, 66, 67, 70c, 78) das mit einem einheitlichen dünnen Epithel ausgekleidete Mitteldarlumen prall ausfüllt (Abb. 66, 78).

Die embryonale Funktion der Leber besteht in der intracellulären Resorption von Eiweiss und Dotter (vgl. die mikrochemischen Nachweise von FRANC). Dazu wird infolge Sekretabgabe durch die in Magen und Leber (*Lacuna*, *Littorina*, *Polinices*, *Pisania*, *Nucella* u.a. (Abb. 17, 18, 41)) gelegenen, mero- und teilweise holocrinen (*Lacuna*) Drüsenzellen ins Lumen die extracelluläre Verdauung gefördert. Infolge der bei manchen Arten reichen Nährstoffreserven im Schlüpfmoment (p. 772) erstreckt sich diese Aufgabe auch noch in die Postembryonalzeit hinein.

Die resorbierten Stoffe werden in den grossen (bei *Pisania* etwa bis zu 110 μ im Durchmesser) und kleinen, besonders gegen das Lumen zu gelegenen Eiweiss- und Dottervakuolen der grosskernigen und oft mit grossem Nucleolus versehenen Leberzellen eingelagert (Abb. 6, 8, 14, 17, 18, 25, 41 ff, 53, 60, 68, 79 etc.). Bei

¹ Anders liegen die durch weitere Untersuchungen noch besser zu klärenden Verhältnisse bei Opisthobranchiern, wo die Lebersäcke oft sehr viel Protolecith enthalten (FOL 1875, HEYMONS, THOMPSON) und die Funktion von teilweise sich peristaltisch kontrahierenden Speichern unresorbierten Vitellus übernehmen können. — Übrigens besitzen im Schlüpfmoment auch zahlreiche Körperzellen noch ansehnliche, infolge des transparenten Dotters am lebenden Veliger meist unsichtbare Protolecithreste (vgl. Abb. 88).

Pisania sind auch lipoidgefüllte Hohlräume nachgewiesen worden. Speziell an den Enden der Säcke finden sich gelegentlich auch undifferenzierte Zellen. Oft ist der umfangreichere der Lebersäcke mit besonders grossen Vakuolenzellen versehen (Abb. 17, 44, 45).

Bei Nähreiertypen, sowie Formen mit intensiver Eiweissaufnahme (Heteropoden (FOL 1876), *Fusus* u.a.; p. 656) ist infolge der noch reichlichen Nahrungsreserven die definitive histologische Differenzierung des Leberepithels, auf welche in einer kommenden Arbeit eingegangen werden muss, weitgehend sistiert und in die Postembryonalzeit verschoben. Auch stehen die Darmteile im Schlüpfmoment meist noch in weiter Verbindung. Immerhin setzt bei einigen Arten in der letzten Entwicklungszeit, v.a. im grösseren linken Lappen, die Bildung von Divertikeln ein (z.B. *Cassidaria*, *Nucella* (Abb. 55, 69)).

Dagegen wird bei *Pomatias*, wo das Eiweiss durch die mit einem in sie hineinreichenden Leberschlauch in Kontakt stehende cephalische Masse aufgenommen wird, das Leberepithel noch embryonal (zwei Wochen vor dem Schlüpfen) in seine definitive Struktur umgewandelt.

Bei *Fusus* finden im Zusammenhang mit der Eiweissaufnahme (vgl. p. 659; Abb. 28 ff und Tab. XXXV) mehrfache Umwandlungen der Struktur der Mitteldarmdrüse statt und der Abbau setzt erst mit der Metamorphose ein, so dass die endgültige postembryonale Differenzierung erst sehr spät erfolgen wird. Die Anpassung ist sogar grösser als beim Nähreiertyp, da neben den verdauenden Vakuolenzellen noch besondere, hochspezialisierte Speicherzellen fürs Eiweiss ausgebildet werden müssen.

Umfangreiche Anpassungen der Struktur der Mitteldarmdrüse finden sich auch bei den Pulmonaten, wo ja die Eiweissaufnahme besonders intensiv ist. Die Eiweisszellen (=Deutolecithzellen (FOL), Dotterentoderm (BÆTTGER)), welche einen (BLOCH) oder zwei (RABL, LANKESTER) teilweise noch Protolecithreste enthaltende, stark in die Kopfblase vordringende Eiweiss-Säcke (Abb. 94ff) aufbauen, dienen der embryonalen Eiweissbewältigung (FOL, MEISENHEIMER, CARRICK, BLOCH, MEYER, DE LARAMBERGHUE). Sie können bei *Helix* im Schlüpfmoment bis zu drei Viertel der Schale ausfüllen, sind dagegen bei jungen Basommatophoren schon weitgehend reduziert.

Entgegen den Prosobranchiern, wo sich der Eiweiss-Sack von *Fusus* als zum linken Leberlappen gehörig erweist, kann die Bildung der Eiweisszellen nach WOLFSON, LANKESTER, BLOCH und GHOSE unabhängig von

den aus der kleinzelligen, auch Magen- und Enddarm bildenden Darmplatte entstehenden Lebersäcken erfolgen¹.

Nach BLOCH sollen dabei die sich aus der Magenwand ausstülpenden, ungleich grossen Säcke der Mitteldarmdrüse den Eiweiss-Sack umwachsen und schliesslich nach diesem erst postembryonal beendeten Prozess den Mitteldarm als traubenartige Schläuche umgeben. MEISENHEIMER's Beschreibung von *Limax*, wonach der rechte Lebersack aus der kleinzelligen Darmplatte und der linke zusätzlich aus Anteilen des Eiweiss-Sackes entsteht, steht mit unseren Prosobranchier-Befunden (*Fusus*) viel besser im Einklang. Nach dem Schlüpfen zerfällt der Eiweiss-Sack und seine Zellen werden durch das Leberepithel aufgenommen (BETTGER, CARRICK). Die Mitteldarmdrüse bildet in der Folge diverse Zellformen (vgl. BLOCH) aus, welche von manchen Autoren als unterschiedliche Funktionsstufen des gleichen Types gedeutet werden.

3. Enddarm.

Der Enddarm entsteht als anfänglich sehr kurze entoblastische Ausstülpung aus dem Mitteldarm (Abb. 35, 46, 62, 76, 78, 92). Diese wächst als bei allen Gastropoden bald cilienbesetztes Rohr² (Abb. 9, 17, 23, 31, 41, 53 ff, 3 ff) gegen die Mantelhöhle vor und bricht in diese durch (z.B. Abb. 34). Der Durchbruch kann spät stattfinden, so bei *Littorina* während der Torsion und bei *Cassidaria spec.* erst beim ausgebildeten Veliger. Auch bei Basommatophoren erfolgt der Durchbruch erst im letzten Drittel der Embryonalzeit (BETTGER); bei *Physa* und *Rhodope* (wo der Anus mit den Nephridien eine gemeinsame Kloake bildet (WIERZEJSKI, RIEDL)) schliessen die ectoblastischen Analzellen den Enddarm noch im Schlüpfmoment nach aussen ab.

Die auch als Analorgan bezeichneten, bei verschiedenen Prosobranchiern (Tab. XXXVI), wenigen Pulmonaten und den meisten Opisthobranchiern nachgewiesenen Analzellen (meist zwei, teilweise mehrere) liegen im Gebiet der Durchbruchsstelle des Enddarmes. Bei Opisthobranchiern, wo die Analzellen mit Ausnahme von *Fiona* (CASTEEL) besonders voluminös sind, lassen sich auch Beziehungen zur Lage der Analnieren herleiten.

Während der Torsion wächst das bei einigen Arten mit kleinen, kantigen seitlichen Ausbuchtungen (Abb. 70, 75) versehene, mehr

¹ Freilich wird es nötig sein, durch neue Untersuchungen, die in der Basler Zoologischen Anstalt bereits im Gange sind, die Genese der Mitteldarmdrüse der Pulmonaten einwandfrei zu klären.

² Bei *Haliotis* treten Cilien erst nach der Torsion auf.

oder weniger gerade Rohr (Abb. 19, 22) stark aus und wird gewunden (Abb. 5, 24, 38, 87, 89, 96); postembryonal können zusätzliche Schleifen gebildet werden (z.B. *Patella* (Abb. 1) und *Crepidula adunca*)¹.

Ausser den Cilien, welche sich bei Heteropoden auch im Anus finden (FOL 1876) und sich bei allen Prosobranchiern in den angren-

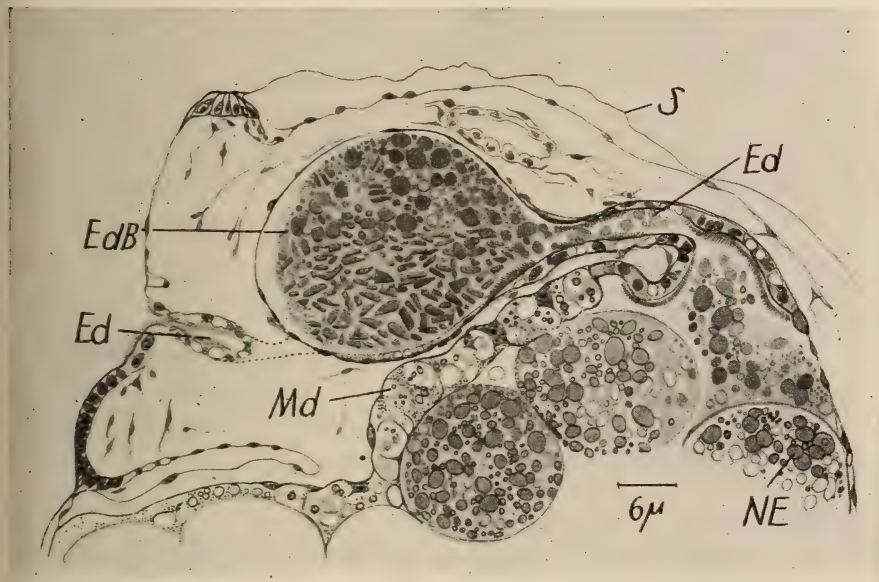


ABB. 107.

Buccinum undatum

Schnitt durch die Region der Enddarmblase eines späten Veligers nach beendeter Nähreieraufnahme (nach PORTMANN-SANDMEIER 1965). Man beachte den cilienbesetzten Abschnitt und das flache dehnbare Epithel der eigentlichen Blase, sowie die zerkleinerten, in der Blase liegenden Dotterplättchen.

zenden Mitteldarmabschnitt (vgl. Abb. 4, 25, 30 ff, 68, 74) fortsetzen, sind für manche Arten die in die meist hochzylindrischen Zellen eingelagerten Pigmentkörner typisch (Abb. 19, 22, 24, 38, 41 ff etc.). Bei *Ocinebra* und *Polinices catena* (Abb. 42) finden sich gegen den Anus zu Schleimdrüsen; bei sich von Eiweiss ernährenden

¹ Bei Pulmonaten sind die Verhältnisse oft besonders komplex; so sind etwa bei *Limax* neben der komplizierten Schlingenbildung im Zusammenhang mit der Verlagerung der inneren Organe in den Fuss grosse Verschiebungen des ganzen Darmkomplexes verbunden.

Polinices-Arten treten auch mit stäbchenförmigen Konkrementen gefüllte Zellen auf (vgl. p. 672). Gelegentlich bleiben in Enddarmzellen Protolecithreste noch ziemlich lange erhalten (Abb. 42, 77).

Bei manchen Nähreierformen enthält der Enddarm in seinem Lumen Dotterplättchen (*Vermetus*, *Conus*, *Cassidaria*, *Pisania*, *Ocinebra*, *Buccinum* etc. (Abb. 46, 58, 73)). Er erleichtert deren Resorption durch mechanische Zerkleinerung der Dottersubstanzen, welche durch die auch bei Opisthobranchiern (*Philine*, *Archidoris*, *Adalaria*) mitteldarmwärts gerichtete Strömung wieder in den Mitteldarm und die Lebersäcke getrieben werden. Bei *Pisania* (beim Abgang aus dem Mitteldarm), *Cassidaria* und v.a. *Ocinebra* (Abb. 48, 58, 73 ff) ist dabei der Enddarm blasig erweitert, während *Buccinum* eine in der Enddarmmitte liegende, stark blasige und zur Dotterzerkleinerung spezialisierte Enddarmblase (vgl. p. 705 und die Abb. 76, 107) besitzt.

Blasige Erweiterungen des Enddarmes kommen nur den „Nähreier-Verschlingern“ zu (vgl. Tab. XXXVII), da bei den „Nähreier-Drehern“ die Nähreier schon durch die Velarcilien aufgelöst werden. Bei *Viviparus* (OTTO-TÄNNIGES) scheint der Enddarm, besonders vor dem Durchbruch des Stomodaeums, auch eine Rolle als Eiweiss-Speicher zu spielen.

4. *Macromeren*.

Das frühembryonale Schicksal der dotterhaltigen Entodermzellen wurde schon auf p. 715 geschildert. Je nach dem Dottergehalt teilen sich die Macromeren früh, bzw. bei dotterreichen Formen spät, was eine Bestätigung der BALFOUR'schen Regel bringt, die einen verzögernden Einfluss des Dotters auf die Kernteilungen postuliert.

Bei den dotterarmen Keimen (*Viviparus*, *Pomatias*, *Bithynia* etc.) verschwinden dadurch die Unterschiede zwischen Micro- und Macromeren früh, während andererseits bei „Konkrementveligern“, *Trophon*, *Nassa*, *Fusus* u.a., sowie den meisten Nähreiertypen eine, zwei oder alle vier grossen Macromeren ungeteilt erhalten bleiben. Beim extrem dotterreichen Fulgur bleibt das Macromerenplasma intakt, während sich die Kerne noch weiter teilen (vgl. p. 794).

Daraus folgt, dass sich bei dotterarmen Formen die sich meist relativ bald weiter aufteilenden und dabei ihren Dotter abgebenden

Macromeren wesentliche Teile des Mitteldarmepithels bilden (z.B. Abb. 7, 13 ff, 16 etc.) und dauernd in den Darmverband eingegliedert bleiben. Dieser Modus ist, soweit bekannt, auch bei allen Opisthobranchiern und Pulmonaten verwirklicht.

Dagegen bauen die Macromeren dotterreicher Formen (Eidurchmesser fast immer über 200 μ) bei Frühstadien zwar wesentliche Teile des Mitteldarmes auf (z.B. Abb. 28, 47, 77), werden aber bald (meist schon bei der Nähreieraufnahme) als spezialisierte transitorische Protolecithspeicher aus dem Darmverband ausgeschlossen (Abb. 62, 72, 76). Dabei können sie sich zeitweilig völlig aus dem Epithelverband lösen (Abb. 63, 79)¹, bleiben aber meist durch eine schmale Plasmazone mit dem Enddarmmlumen in Verbindung (Abb. 9, 23, 73).

In diesem dotterlosen, perinucleären Plasma liegt auch der mit einem Riesennucleolus ausgestattete, sehr grosse Kern (Abb. 9, 20, 23, 26, 73 etc.), der nach HOFFMANN — der bei *Nassa mutabilis* die Abgabe von Kernstoffen ins Plasma postuliert — wichtige stoffwechselregulatorische Funktionen ausübt. Der Rest der Macromere ist von dichten Dotterplättchen erfüllt (Abb. 9, 26, 63), welche ausser bei *Buccinum* (Abb. 79) stets etwas kleiner als die Plättchen in den Nähreiern sind. Bei *Fusus*, wo wie bei *Nassa* und der aberranten *Cassidaria spec.* (vgl. p. 677) die ganze Macromere sehr plasmareich ist, sind die Dotterplättchen besonders klein (Abb. 32 ff).

Lagemässig, nicht aber in ihrer histologischen Struktur, bilden die zwei Macromeren von *Trophon* einen Sonderfall, indem die eine „normal“ im Gebiet des Enddarmabganges, die andere, kleinere und zuerst abgebaute, aber eingebaut im Epithel des linken Lappens der Mitteldarmdrüse liegt (Abb. 6).

Bezüglich der Beziehung des Dotters zum Entoderm können wir somit verschiedene Stufen unterscheiden, welche sich in einer evolutionen Reihe anordnen lassen:

Im primären Fall entstehen meist schon während der Gastrulation zahlreiche, ihren Dotter bald abgebende Entodermzellen (z.B. *Crepidula*, *Lacuna*, *Littorina*). Immerhin besitzt die schlüpfreife Philbertia noch beträchtliche Dotterreserven. Unter den auch diesem Typ zugehörigen Naticiden fällt *Polinices catena* auf, ist

¹ Über dieses Problem sind weitere Studien nötig.

sie doch die einzige bekannte Nähreierform ohne gesonderte Macromeren. Einen aberranten Fall bildet die freilich noch wenig untersuchte *Melania* (RAMAMOORTHY), bei welcher der Entoblast zeitweilig ohne Zellgrenzen sein soll (vgl. Abb. 84).

Cassidaria spec., wo die sich in eine beschränkte Zahl aufteilenden Macromeren dauernd im Darmlumen bleiben (Abb. 47, 51, 52) und *Fulgur* mit seinen in den ungefurchten Macromeren stattfindenden Kernteilungen sind als Übergänge zu den evoluierten Formen mit sistierter Aufteilung zu betrachten.

Bei den letzteren wird fast aller Protolecith auf die oft in den Plasmagrenzen verschmelzenden Macromeren 4A — 4D konzentriert, die zeitweilig aus dem Darm isoliert werden können. Bei *Fusus*, wo die Plasmagrenzen aber lange nicht verschwinden (Abb. 29 ff), *Buccinum*, *Murex* (Abb. 63) und *Neritina* bleiben alle vier Kerne erhalten, wobei bei den zwei ersten Arten der 4D-Kern anfärbungsmässig und daher wahrscheinlich auch physiologisch differiert. Dagegen verschmelzen bei *Pisania* und *Nucella* sekundär die Kerne miteinander.

Trophon (Abb. 5, 6) mit seinen zwei räumlich voneinander isolierten und verschiedene „Konkrementveliger“ mit zwei zusammenhängenden Macromeren leiten zur letzten Kategorie über, wo sich im wesentlichen aller Dotter auf die mit einem sehr grossen Kern ausgestattete 4D-Macromere beschränkt und die Macromeren 4A bis 4C in der Darmbildung aufgehen (*Nassa mutabilis*, *reticulata*, *Ocenebra spec.*, *Cassidaria echinophora*¹; Abb. 19, 20, 22, 23, 73).

Der Abbau des Macromerendotters setzt bei einigen Arten direkt nach der Nähreieraufnahme ein (*Cassidaria*, *Bursa*, *Ocenebra spec.*), sodass die Macromeren im Schlüpfmoment bereits völlig resorbiert sind. Häufig bleiben aber die Macromeren lange und meist über die Embryonalzeit hinaus erhalten; speziell die Eiweiss-Spezialisten *Fusus* und v.a. die freilich als Veliger bzw. Veliconcha schlüpfenden *Nassa*-Arten (Abb. 19, 20, 22, 23, 24) besitzen im Schlüpfen noch beträchtliche in den bzw. der Macromere lokalisierte Protolecith-Reserven.

Der Abbau, bei welchem durch die oben erwähnte Plasmazone aus den Macromerenvakuolen stammenden Dotterplättchen (vgl.

¹ Auch bei den uns nicht zugänglichen *Tritia*, *Ilyanassa*, *Urosalpinx* und *Triton albocingulatus* ist der Grossteil des Dotters in der 4D-Macromere lokalisiert.

Abb. 25 ff, 32) ins Darmlumen abgegeben werden, ist von einer Degeneration der Kerne begleitet (Vakuolenbildung in Kernraum und Nucleolus, Auflösung der Kernmembran). Bei *Fusus* wird dabei der 4D-Kern zuletzt abgebaut. Er ist, wie schon erwähnt, durch die Besonderheit seines Nucleolus schon früh von den drei andern Macromeren-Kernen unterschieden.

D. Embryonale Ernährung

1. *Protoleciith*.

Die eigenen, von FOL im Gegensatz zu den fremden Nährstoffen (Deutoleciith)¹ als Protoleciith bezeichneten Dottermassen stellen bei verschiedenen Prosobranchiern und den meisten Opisthobranchiern die einzigen embryonalen Nährstoffe dar. Bei kleineiigen Formen (v.a. Archaeogastropoden und Opisthobranchier; vgl. Tab. XVIII, XIX, XLVIII) erfordern die geringen Reserven ein Schlüpfen als wenig entwickelter Veliger oder bereits schon als Trochophora. Bei diesen planktonischen, auf eine Ernährung von aussen angewiesenen Larven wird die Radulaentwicklung meist stark forciert.

Dagegen kann mit grösseren Protoleciithmengen (vgl. Tab. XVIII und Abb. 108) sogar das Kriechstadium erreicht werden². — Es darf aber nicht übersehen werden, dass neben der Eigrösse auch die Bedingungen des Biotops auf den Ontogeneseverlauf einwirken könnten (vgl. etwa THORSON).

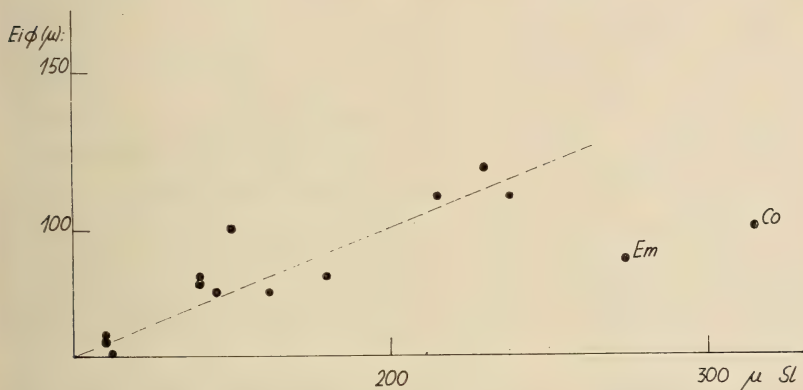
Der Dottergehalt bestimmt den Verlauf der Gastrulation (vgl. p. 715). Doch kann er weder die bei allen Gastropoden spirale Furchung, noch — wenn man vom extrem dotterreichen *Fulgur*-Ei (Abb. 83) absieht — die Lokalisation der Keimanlagen beeinflussen. Mit Ausnahme der Nähreierformen, die individuell sehr unterschiedliche Dottermengen aufnehmen (vgl. p. 796), ist die Schalenlänge im Schlüpfmoment ziemlich vom Eidurchmesser abhängig, was sogar für an Eiweissen reiche Arten gilt (Abb. 108 ff.).

Sieht man vom besonders bei Opisthobranchier-Veligern (Abb. 88) sehr reichen, aber auch bei frühen Prosobranchier-Keimen zu

¹ FOL versteht darunter freilich nur Eiweiss, sodass der fremde Dotter in Form von Nähreiern nicht unter diesen Begriff fällt.

² *Skeneopsis*, *Homalogyra* u.a. Arten mit Eigrössen unter 100 μ können ebenfalls im Kriechstadium schlüpfen.

cithanteile persistieren, welche in Entodermzellen (*Philbertia*) oder in Macromeren (*Trophon* und andere „Konkrementveliger“) liegen können. Dies erlaubt etwa den Veligern von *Philbertia* und *Nassa reticulata* mit noch unentwickelter Radulatasche zu schlüpfen. Der embryonale Protoleith-Abbau kann dabei durch die Aufnahme geringer Eiweissmengen etwas verzögert werden.



embryonal abgebaut werden. Beim zweiten Fall wird der Protolecith nach der Phase der Nähreieraufnahme umgehend, spätestens aber bis zum Schlüpfmoment, aufgebraucht (*Bursa*, *Cassidaria*, *Ocinebra*).

2. Eiweiss.

Die kolloidale perivitelline Flüssigkeit (von FOL, JOYEUX-LAFFUIE u.a. als Deutolecith bezeichnet), die sich zwischen Eizelle und Chorion, bzw. zwischen Eizelle und Kokonwand (bei Kapselformen mit bald aufgelöstem Chorion) befindet, ist gastropodentypisch. Wie aus Tab. XXXVIII hervorgeht, stehen dabei gewissen Arten beträchtliche Eiweissmengen zur Verfügung.

Die leider erst spärlich untersuchte chemische Zusammensetzung der Kapselflüssigkeit ¹ scheint bei den einzelnen Arten zu variieren; wir sprechen, obwohl wir uns der Ungenauigkeit bewusst sind, in der Folge von Eiweiss im Sinne eines rein zoologischen Begriffes.

Das aus Oviduktdrüsen stammende oder vom Ovar ausgeschiedene Eiweiss (*Calliostoma* (FRETTER-GRAHAM)) bleibt um das Ei herum halbflüssig und wird nach aussen meist kompakter, wobei sich eine richtige Eiweisslage (*Pila*, *Fusus*) bilden kann. Bei *Lacuna vineta* (HERTLING 1928/30) sollen die beiden Schichten durch eine vom Ovar abgeschiedene Membran getrennt sein. Durch Eiweissaufnahme seitens der Embryonen und progressive Hydratation (PELSENEER 1935) wird die Kapselflüssigkeit im Laufe der Entwicklung heller.

Bei Pulmonaten, wo für sehr viele Arten eine Eiweissaufnahme nachgewiesen ist ², sind die Totaleier sehr umfangreich (vgl. Tab. XX) und erreichen bei *Helix waltoni* sogar die Grösse eines Sperlingeies (SARASIN-SARASIN). Bei aquatilen Formen ist das Eiweiss flüssig, bei terrestrischen Formen dagegen teilweise fast so viscös wie im Vogelei.

¹ CHARIN hat in der Kapselflüssigkeit von *Viviparus* Mineralsalze, aber keine Kohhydrate und keine Fette gefunden. Bei *Limnaea* konnte HORSTMANN Galaktogen nachweisen. Bei *Succinea putris* (GEORGE-JURA) differiert der Aufbau der Aussenschicht (Arginin, Tyrosin, SS-Gruppen und Polysaccharide) von der v.a. Polysaccharide und wasserlösliche Proteine enthaltenden Innenschicht.

² z.B. *Planorbis*, *Limnaea* (BLOCH), *Physa* (WIERZEJSKI), *Ancylus* (BONDESEN), *Agriolimax* (CARRICK), *Helix*, *Onchidella* (JOYEUX-LAFFUIE), *Ovatella* (MEYER) etc. Auch die einen freischwimmenden Veliger ausbildende *Amphibola* nimmt Eiweiss auf (FARNIE).

Bei manchen Prosobranchiern und den Opisthobranchiern dient die Kapselflüssigkeit oft mehr zur osmotischen Anpassung denn als Nährflüssigkeit (vgl. die Untersuchungen von GERSCH und HERTLING). Dabei wird der osmotische Druck während der Ontogenese langsam ans Aussenmedium angeglichen. Auch die im Meerwasser rasch zugrunde gehenden Keime von Nähreierformen (vgl. 1. Teil) demonstrieren diese wichtige Rolle der Kapselflüssigkeit. Bei *Bithynia* und *Limnaea* kann freilich ein Teil der perivitellinen Flüssigkeit entzogen werden, ohne dass es zu Entwicklungsstörungen kommt (HESS 1956 ff).

Bezüglich der Eiweissaufnahme bestehen oft innerhalb nahe verwandter Arten grosse Unterschiede. So nehmen etwa die im Kriechstadium schlüpfenden *Lacuna pallidula* und *Littorina obtusa* viel Eiweiss auf, während das Eiweiss bei *Lacuna divaricata* nur eine osmoregulatorische Rolle spielt (Tab. VI). Ähnliche Unterschiede finden sich auch bei *Rissoa*, *Cingula*, *Cingulopsis*, *Barleeia* u.a. (vgl. FRETTER-GRAHAM). Eine intensivere Eiweissaufnahme kommt schon bei Diotocardiern (z.B. *Calliostoma zizyphinum*) vor, ist aber besonders bei Mesogastropoden (z.B. *Lacuna*, *Littorina*, *Pomatias*, *Crepidula*, *Polinices*) häufig. Doch gibt es auch unter den viele Nähreierformen aufweisenden Stenoglossen Eiweiss-Spezialisten wie *Nassa* und *Fusus*.

Besonders bei Pulmonaten, wo das Eiweiss ursprünglich in alle Zellen eingelagert und erst später auf das Entoderm beschränkt wird, erfolgt die erste Eiweissaufnahme bei der Blastula (*Agriolimnax*, *Limax* (CARRICK, MEISENHEIMER)). Bei *Limnaea* spielt dabei die von ELBERS-BUEMINK genauer geschilderte Pinocytose eine Rolle. Es bilden sich ringförmige Vorstülpungen der Zellwand, welche sich in ihren Rändern vereinigen und damit eine 1-2 μ im Durchmesser betragende Vakuole mit Kapselflüssigkeit einschliessen. Durch die Gastrulation wird die ganze Gastralhöhle mit Eiweiss gefüllt. Bei den späteren Stadien¹ erfolgt die weitere Aufnahme peroral durch die auf besonderen Wülsten (vgl. p. 749) sitzenden cesophagealen Cilien. Mit Ausnahme von *Pomatias* (cephale Masse) geschieht auch bei Prosobranchiern das Verschlingen mit dem cilienbesetzten Vorderdarm; die Schluckbewegungen

¹ BLOCH hat übrigens einen nach der Bewältigung einer bestimmten Eiweissmenge stattfindenden zeitweiligen Blastoporus-Verschluss nachgewiesen.

werden bei *Fusus* durch die transitorische Verschlussmöglichkeit des „Bourrelet de fermeture“ (PORTMANN 1955) erleichtert.

Das aufgenommene Eiweiss wird sowohl bei Pulmonaten als bei Prosobranchiern in den Säcken der Mitteldarmdrüse resorbiert. Die noch unverdauten Eiweissmassen werden allgemein im Mitteldarm gelagert, die kropfartige Oesophagealerweiterung von *Polinices*-Arten und der Albumensack von *Fusus* bieten weitere Speichermöglichkeiten¹.

Die intensivere Eiweissaufnahme ermöglicht eine lange intrakapsuläre Embryonalzeit und ein Schlüpfen als Veliconcha (*Nassa mutabilis*) oder im Kriechstadium. Mit Ausnahme der extremen Eiweiss-Spezialisten (*Pomatias*, *Fusus*², Pulmonaten) werden dadurch — wenn man von der Anpassung der Leberstruktur an die Eiweissaufnahme absieht — die übrigen Entwicklungsvorgänge nicht wesentlich verlangsamt.

3. Nähreier.

a) Vorkommen.

In den Eikapseln mancher Prosobranchier, besonders von Bodenformen, gestaltet sich nur ein Teil der Eier zu Embryonen, während die Entwicklung der übrigen schon früh arretiert wird. Diese werden als Nähreier (=food ova; nutritive-eggs, yolk-spheres (CARPENTER), œufs nourriciers) bezeichnet, da sie den heranwachsenden, später fast immer im weit entwickelten Kriechstadium schlüpfenden Embryonen zur Nahrung dienen. Nähreier kommen ausser bei den Prosobranchiern auch bei Coelenteraten, Oligochaeten, Polychaeten, Ophiuriden, antarktischen Crinoiden und Nemertinen vor (vgl. THORSON und SCHMIDT). — Als Extremfall von Nähreiern wären schliesslich auch die ectolecithalen, aus einer Eizelle und mehreren Dotterzellen zusammengesetzten Eier der Plathelminthen aufzuführen; hier ist ja die Trennung in Ei- und in der Entwicklung retardierte Nährzellen bis in die in Ovar und

¹ Die Rolle der grossvakuoligen Zellen des Pulmonaten-Eiweiss-Sackes muss noch genauer untersucht werden. Vielleicht handelt es sich — in Analogie zu *Fusus* — ebenfalls um Speicherorgane.

² Bei *Pomatias* wird infolge des hypertrophierten Kopfteles die Entwicklung der ganzen visceralen Masse gehemmt, während bei *Fusus* besonders der Ausbau der Buccalappatur und des Nervensystems betroffen wird.

Dotterstock (Vitellarium) aufgeteilten weiblichen Geschlechtsorgane durchgeführt.

Unter den Prosobranchiern (vgl. Tab. XXXIX) ist der Nöhreiermodus am stärksten unter den Stenoglossen¹ verbreitet, bei welchen 75% der bekannten Ontogenesen diesen Modus gewählt haben. Nöhreier kommen fast nur bei Formen mit geschlossenen Kapselräumen und nur selten bei viviparen Arten vor (vgl. STAIGER 1951). Oft finden sich innerhalb der gleichen Gattung Formen mit und ohne Nöhreier (Tab. XL).

In Bezug auf die Aufnahme von fremdem Dotter muss die obligate Adelphophagie, welche die ohne Nöhreier verunmöglichte Embryogenese stark beeinflusst, von der fakultativen² gesondert werden. Es handelt sich dabei um das gewöhnlich als Kannibalismus bezeichnete, gelegentliche Auffressen von sich schlecht oder abnorm entwickelnden Embryonen durch ihre normalen Geschwister. Das Auffressen kann auch erst erfolgen, wenn die abgestorbenen abnormen Keime sich schon in Dotterplättchen aufgelöst haben. Die ebenfalls bei Arten mit planktonischen Veligern spielende fakultative Adelphophagie (Abb. XLI) hat bei *Ocinebra aciculata* eine gestörte Entwicklung der Normalkeime zur Folge. Auch bei Nöhreierformen kommt gelegentlich ein zusätzlicher Kannibalismus vor, bei *Buccinum* sogar regelmässig, indem von den anfänglich 30 Embryonen schlussendlich nur etwa 10 schlüpfen.

Die Zahl der Nöhreier pro Kapsel kann je nach Biotop schwanken, wie bei *Neritina* (p. 673) und *Polinices*, wo im nördlichen Kattegat 5—110, auf Helgoland nur 2—27 Nöhreier pro Embryo zur Verfügung stehen. Im letzteren Fall schlüpfen teilweise Veliger (THORSON 1950).

Auch bei *Planaxis*, *Columbella* und *Thais* variiert je nach Lokalität die Nöhreierzahl und davon abhängig der Schlüpfzustand (Veliger oder Kriechstadium)³. Bei *Sipho* (THORSON 1935 ff.) bleibt zwar die Nöhreierzahl konstant, doch schwankt die Embryo-

¹ Die Zahlen (in Klammern zusätzlich die unsicheren Fälle) der Nöhreierformen betragen 2 (2) Arten für die Archaeo-, 8 (2) für die Mesogastropoden und 23 (6) Arten für die Stenoglossen.

² STAIGER bezeichnet diese im Zusammenhang mit seiner genetischen Deutung des Nöhreier-Problems als gemässigte Eisterilität, wobei etwa 10% der Embryonen fakultativ als Nöhreier dienen können.

³ vgl. etwa BACCI, BURKENROAD, FRANC 1943, LAMY, THORSON 1940a, RISBEC 1935. — Auch bei Nemertinen (*Lineus*; SCHMIDT) ist die Entwicklung mit oder ohne Nöhreier möglich.

zahl je nach Biotop zwischen 1—16, was sehr unterschiedliche Kriechstadien von 3,5 mm (mit $1\frac{1}{2}$ —2 Windungen) bis 8,5 mm Schalenlänge (mit $3\frac{1}{2}$ Windungen) ergibt.

Schon WERNER und LEBOUR haben auf die Tatsache hingewiesen, dass innerhalb der gleichen Lebensgemeinschaft die verschiedensten Entwicklungstypen vorkommen. Es gibt in der Tat kaum gesicherte Fälle, wo sich die Umwelt bestimmend auf den Ontogenese-Modus auswirken würde. Dessen genetische Fixierung ist wahrscheinlich viel entscheidender. Das bestätigen auch unsere Befunde, sowohl was die Ernährungsformen im allgemeinen, als den Nähreiertyp im speziellen betrifft (Tab. XXXIX). Vom gleichen Fundort stammende Kapseln von *Murex*, *Nucella*, *Ocinebra*, *Pisania*, *Buccinum* und auch *Polinices* zeigen in Bezug auf Total-eierzahl, Embryozahl und damit auch auf die Schalenlänge im Schlüpfmoment beträchtliche Unterschiede.

b) Aufnahme.

Bei der Aufnahme der Nähreier (Tab. XLII) sind zwei Typen zu sondern, die äusserliche Zerkleinerung durch Drehen der Nähreier (wobei sich Dotterplättchen loslösen) oder durch Ablösung von Dotterpartikeln mit dem Cilienschlag des Velums (Abb. 36, 40, 46, 48, 110) oder das am meisten verbreitete Verschlingen der Nähreier. Im ersteren Fall kann sich die Nähreieraufnahme, welche die übrige Entwicklung kaum beeinflusst, über eine sehr lange Zeit erstrecken (vgl. Abb. 46, 48, 111) und etwa bei *Cassidaria* erst kurz vor dem Schlüpfen aufhören¹. Dagegen ist das Verschlingen, welches infolge des dazu verbreiterten Oesophags und der auf einmal aufgenommenen Nähreiermenge (Abb. 58 ff, 62, 66 ff, 70, 76 ff) die übrige Entwicklung zeitweilig sistieren lässt, auf eine intensive, bei *Fasciolaria* nur 2—4 Tage umfassende Fressperiode beschränkt. Bei unseren Arten dauert die Aufnahme je nach Nähreier- und Embryonenzahl eine bis zwei Wochen. Nur bei *Pisania* liegt die Dauer oft unter einer Woche (vgl. auch die Werte von FRANC).

Je nach dem Entwicklungszustand der Embryonen zu Beginn des Verschlingens differiert die Entwicklungshemmung (Abb. 111). Bei sehr früh fressenden Keimen wird die Entwicklung fast aller Organe

¹ Auch alle auf Abb. 38 dargestellten Embryonen von *Polinices* nehmen noch Dotter auf.

stark verzögert (extrem bei *Nucella*, wo die Aufnahme schon vor der Enddarmbildung einsetzt, etwas schwächer bei *Murex*, *Ocenebra* und *Cassidaria echinophora*). *Pisania*, bei der sich nach der Nähreieraufnahme immerhin schon Kopfblase und Fuss abzuheben beginnen, leitet über zu *Buccinum*. Hier setzt das Verschlingen relativ spät ein (Abb. 76 ff), sodass nur die Ausgestaltung von Vor-

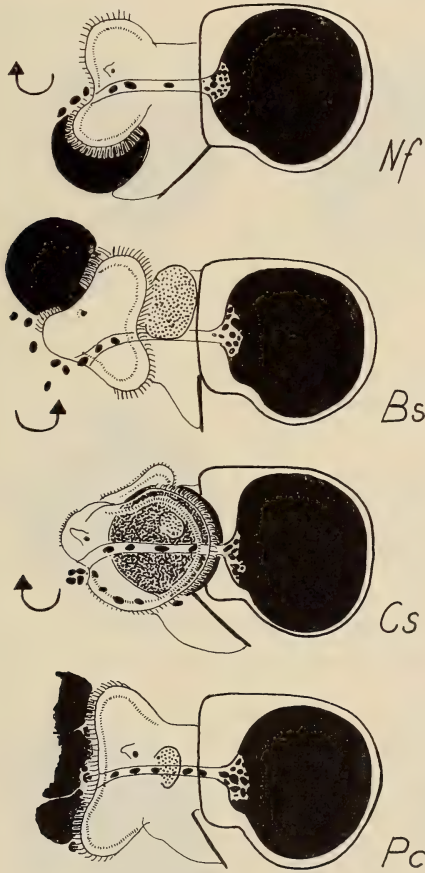
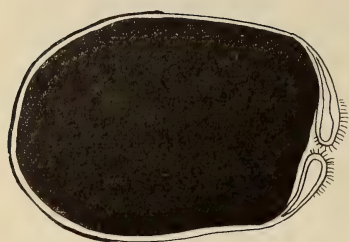
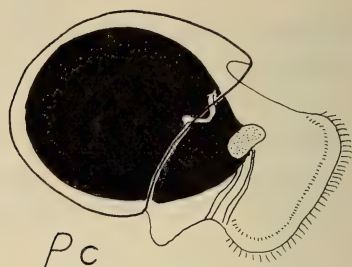
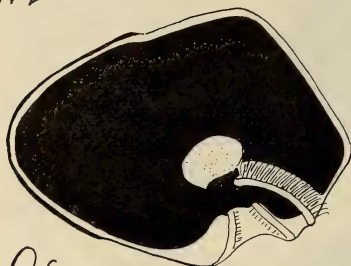
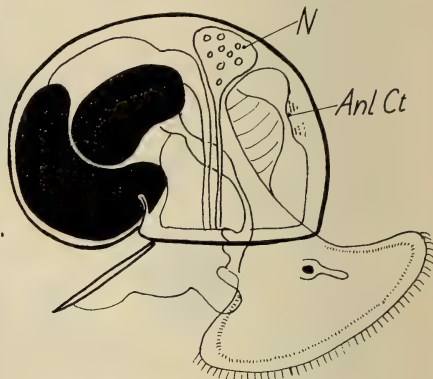
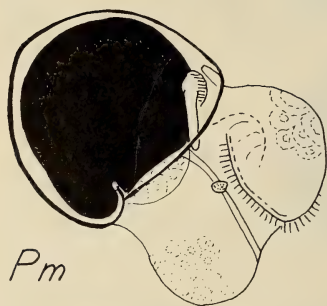
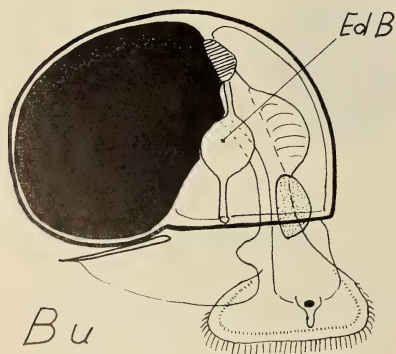
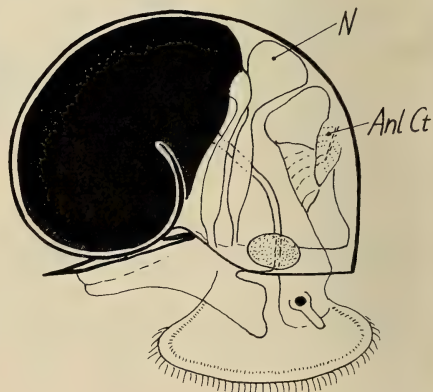


ABB. 110.

Schematische Übersicht der verschiedenen Möglichkeiten der Nähreierbewältigung mittels der velaren Cilien bei Prosobranchiern (vgl. Tab. XLII).

Nf: *Neritina fluviatilis* (Bild nach den Angaben von CLAPARÈDE 1857 konstruiert), Bs: *Bursa spec.*, Cs: *Cassidaria spec.*, Pc: *Polinices catena*.

Die Rotationsrichtung der Nähreier wird durch Pfeile symbolisiert.

*Nl**Pc**Os**N**Anl Ct**Pm**Cs**Ed B**Bu**N**Anl Ct*

der- und Mitteldarm, nicht aber der Kopforgane zurückbleibt. Die späte und relativ langwährende Nähreieraufnahme dieser Art scheint durch die Enddarmblase, welche eine dauernde Zerkleinerung der Dottersubstanzen gewährleistet, ermöglicht zu werden.

Wegen der beträchtlichen Dotterreserven im Mitteldarmmlumen und deren Aufarbeitung durch das vakuolisierte Leberepithel bleibt die Differenzierung des ganzen Darmtraktes, ja des ganzen pallaeo-visceralen Komplexes bis zum Schlüpfen oder darüber hinaus gegenüber dem Cephalopodium zurück; die Entwicklungsverzögerungen des Vorderdarmes und der Kopforgane werden dagegen nach der Nähreieraufnahme bald aufgeholt. Damit lässt sich die Ontogenese der Nähreierschlinger in vier typische Phasen gliedern:

- 1) Unter geringem Abbau des Protoleciths (Macromerendotter) werden Vorder-, Mittel- und oft der Enddarm, sowie die Larvalnieren und Hautvakuolenzellen als wichtigste Stoffwechselorgane gebildet;
- 2) während der zeitlich beschränkten Nähreieraufnahme wird zumindest die Entwicklung des Vorderdarms (Radulatasche) sistiert;
- 3) nach der Nähreieraufnahme kommt es zur Ausbildung der Schalenform und zur konzentrierten Anlage aller adulten Organe (meist mit Ausnahme der Gonaden); die Mantelhöhle ist noch klein;
- 4) Torsion und Volution werden beendet, sowie Mantelhöhle und Fuss (wo das Propodium auswächst) vergrößert. Unter gleich-

ABB. 111.

Schematische Übersicht der Fress-Stadien von Prosobranchiern des Nähreiertypus (vgl. Text).

Links: Arten, welche während einer kurzen intensiven Fressperiode die Nähreier verschlingen, im Höhepunkt der Nähreieraufnahme. Man beachte die von *Buccinum undatum* (Bu) über *Pisania maculosa* (Pm) und *Ocenebra spec.* (Os) führende zunehmende Retardierung der übrigen Entwicklung, welche bei *Nucella lapillus* (Nl) ihren Höhepunkt erreicht. Rechts: Die Zerkleinerung der Nähreier mit Hilfe der Velarcilien für *Polinices catena* (Pc) und *Cassidaria spec.* (Cs) ist jeweils das Früh- und das Spätstadium der Nähreieraufnahme abgebildet — geht ohne Hemmung der übrigen Entwicklung vor sich und wird bis zum Stadium des alten Veligers mit den Anlagen der definitiven Organe ausgedehnt.

zeitigem Abbau des Dotters reduzieren sich die larvalen Organe.

Die doppelte retardierende Wirkung der Nöhreier-Aufnahme sei nochmals besonders betont. Je nach Art der Aufnahme ist deren hemmende Wirkung auf die Ausgestaltung des Cephalopodiums in der Frühentwicklung gering oder umfangreich. Dagegen ist infolge der Resorption aller embryonalen Nährstoffe durch den Mitteldarm meist die Entwicklung des gesamten Paleo-visceral-Komplexes bis weit in die Postembryonalperiode hinein verzögert.

Obwohl speziell bei Arten, welche Nöhreier verschlingen, der Fresstrieb sehr gross ist (vgl. die Beispiele im 1. Teil) werden öfters, besonders in Kapseln mit wenig Embryonen, nicht alle Nöhreier gefressen. Diese bilden dann eine degenerierende, amorphe Masse.

c) Bau.

Die chemische Zusammensetzung der von einer Hülle umgebenen fett- und lipoidhaltigen Dotterplättchen ist erst spärlich bekannt. MARTOJA-PIERSON fand bei *Buccinum* ausser Proteiden (Holo-proteide mit Thyrosin und Arginin, sulfhydrierte Heteroproteide) auch sudanophile Lipoidе und die besonders bei jungen Dotterplättchen dominierenden Glukide (vgl. auch RAVEN 1958 ff).

Entsprechend dem unterschiedlichen Einsetzen des Entwicklungsstopes sind die einkernigen ungefurchten von den mehrkernigen Nöhreiern (teilweise mit Plasmafurchung) zu unterscheiden, wobei die Teilungen bei *Neritina* (BONDESEN) und *Nucella* erst nach der Furchung der Normalkeime einsetzen.

Die sich furchenden Nöhreier zeigen zwar häufig trotz fehlender Befruchtung¹ unter Bildung von meist drei Richtungskörpern (*Neritina*, *Cassidaria echinophora*, *Pisania d'orbignyi*)² eine normale Parthenomeiose, aber nach der oft normalen ersten Teilung bald eine gestörte parthenogenetische Furchung. Dabei können die Nöhreier kompakt bleiben (*Ocinebra erinacea*) oder in viele

¹ Das v.a. von PORTMANN (1926ff) und HYMAN bei *Fasciolaria*, *Murex*, *Nucella* und *Buccinum* propagierte Eindringen von atypischen Spermien (vgl. pg 774) konnte bisher noch nicht eindeutig bewiesen werden. — Geplante eigene elektronenoptische Untersuchungen können vielleicht die noch immer offene Befruchtungsfrage klären helfen.

² Entgegen verschiedenen Literaturangaben bildet auch *Nucella* häufig Richtungskörper aus.

(*Planaxis* und *Neritina*) oder wenige (*Nucella*) Teile zerfallen.

Der Entwicklungsstop ist bei *Pisania d'orbignyi*, wo meist nur zwei bis vier Blastomeren gebildet werden, besonders früh. Bei *Polinices catena* (Abb. 39) setzt sich über der vielkernigen Dottermasse eine dotterarme „Micromerenplatte“ ab¹. Die sich unregelmässig furchenden Nähreier von *Murex* und *Cassidaria echinophora* bilden eine mit grossem Kern versehene 4D-Macromere und sich sehr unregelmässig terminal abschnürende Micromeren (Abb. 61) aus. Bei *Purpura floridana* schliesslich wird die Entwicklung erst nach der Gastrulation arretiert.

Zur zweiten Gruppe mit ungeteilten Nähreiern gibt es verschiedene Übergangsformen². Zudem bestehen, wie v.a. STAIGER und DUPOUY gezeigt haben, auch innerhalb der gleichen Art beträchtliche Varianten. So kommen etwa bei *Ocenebra spec.* neben Nähreiern mit schon gestörten Reifeteilungen auch mehrkernige Formen ohne oder mit angedeuteten Plasmateilungen vor (Abb. 71). Bei *Pisania maculosa* wird die Entwicklung ebenfalls meist in der meiotischen Prophase arretiert und nur wenige Nähreier gelangen noch zur Furchung. Bei *Buccinum* werden die ungestörten Meiosen von nicht durch Plasmateilungen begleiteten Kernteilungen gefolgt.

Den Endpunkt dieser Reihe bilden schliesslich Nähreier, wo schon die Reifeteilungen gestört sind und der Kern oft unter Vakuolenbildung des angrenzenden Plasmas (Abb. 37) bald degeneriert (*Thais*, *Columbella*, *Cassidaria spec.* (Abb. 45), *Bursa* (Abb. 37) u.a.).

d) *Determination der Nähreier.*

Trotz zahlreichen Untersuchungen ist dieses wahrscheinlich nur mit elektronenoptischem Mittel zu klärende Problem noch ungelöst, sodass wir uns auf eine kurze Darstellung der wichtigsten Hypothesen beschränken müssen.

Hyman geht bei *Fasciolaria* vom annähernd gleichen Zahlenverhältnis zwischen Eiern und Nähreiern, bzw. typischen und atypischen

¹ Wir konnten die Befunde ANKEL's (1930), nach welchen bei dieser Art, weder Reifungs- noch Furchungsteilungen stattfinden sollen, nicht bestätigen.

² Die Verhältnisse bei *Fasciolaria* sind noch umstritten. Entgegen Mc MURRICH wird wahrscheinlich eine normale Meiose mit Richtungskörperbildung (BURGER-THORNTON) von einer rudimentären, meistens auf amitotischen Kernteilungen (GLASER) beruhenden Segmentation gefolgt (DUPOUY).

Spermien aus ¹. Diese sollen zwar nicht eindringen, aber durch partielle Befruchtung die Bildung von Befruchtungshügel und -membran, sowie die für die Nähreier typische partielle Furchung bewirken. Nach PORTMANN verschmelzen bei *Nucella* die atypischen Spermienkerne mit dem Oocytenkern und verhindern die Reifungsteilungen; bei *Buccinum* und *Murex* bildet die eingedrungene atypische Samenzelle ein apyrenes Feld, welches sich unter Bildung einer Pseudozygote mit dem weiblichen Feld vereinigt, worauf noch Kernteilungen (ohne Spindelbildungen) erfolgen können.

Als Einwand gegen diese übereinstimmend eine Einwirkung von typischen und atypischen Spermien auf einheitliche Eizellen voraussetzende Theorie wird besonders die Tatsache, dass noch nie ein atypisches Spermium beim Eindringen beobachtet wurde ², geltend gemacht. Zudem kommen atypische Spermien bei verschiedenen Prosobranchiern ohne Nähreier (darunter extreme Eiweiss-Spezialisten wie *Nassa* und *Fusus*) vor, während andererseits bei *Polinices catena* und anderen Nähreierformen keine atypischen Spermien nachgewiesen sind. Zudem sind bei verschiedenen Arten neben unbesamten auch mit typischen Spermien mono- oder polysperm befruchtete Nähreier gefunden worden.

STAIGER (1950ff) kommt auf Grund detaillierter Studien zum Schluss, dass sowohl das Eindringen des Spermiums als auch die Amphimixis allein nicht zur normalen Embryogenese genügen und eine Vielzahl von Sterilitätsursachen vorliegen muss. Dies führt ihn zur Annahme eines multiplen genetischen Faktorensystems mit unterschiedlichem Arretierungspunkt der Entwicklung, wobei im Werdegang des Nähreiertypes eine ursprüngliche gemässigte Variationssterilität (=Segregationssterilität) von einer erhöhten Sterilitätsrate gefolgt wurde. Die damit korrelierte Veränderung von Eizahl, Eigrösse und Ontogeneseverlauf wird von STAIGER freilich nicht berücksichtigt.

Die schon von GLASER und BURGER-THORNTON verfochtene Praeterminationshypothese, welche für einen analog zum Spermindimorphismus spielenden progamen oocytären Dimorphismus eintritt, wurde in neuester Zeit in leicht veränderter Form von DUPOUY wieder aufgenom-

¹ Die von TREVIRANUS 1824 bei *Viviparus* entdeckten, auch bei Cephalopoden und Opisthobranchiern vorkommenden (ROSE, PELSENER 1935, DUPOUY) atypischen Spermien sind inzwischen bei 51 Gattungen und 83 Arten bekannt geworden. Sie entstehen wie die typischen männlichen Geschlechtszellen aus dem Keimepithel des Hodens, besitzen aber infolge ihres abnormen Chromatingehaltes einen gestörten Kernbau; zudem fehlen oft der Kopf und das Zwischenstück oder sind stark umgewandelt (vgl. ANKEL 1930, DUPOUY). Oft lässt sich keine eindeutige Funktion nachweisen. Bei *Scala*, *Janthina* und *Goniobasis* dienen sie als Spermiozeugma dem Spermientransport (FADDA, ANKEL); bei *Littorina* und *Montacuta* scheinen sie als "Nurse-cells" (=Cytophoren) eine Rolle bei der Ernährung der normalen Spermien zu spielen (WOODARD, OLDFIELD). Das früher als Zeichen von ancestralem (VON BRUNN, BROCK) oder rudimentärem Hermaphroditismus (ANKEL u.a.) gedeutete Auftreten von atypischen Spermien wird heute als eine zur Bildung der atypischen Oocyten paralleugesetzte Degenerationstendenz angesehen (DUPOUY).

² Als Einziger hat ANKEL (1924) bei *Viviparus* den Vorgang beobachtet.

men. Die Störungen in der weiblichen Gametogenese (weniger auffällig als in der männlichen Linie) treten freilich oft schon bei den Progameten im Ovar oder in den Geschlechtsgängen auf ¹, sodass eine direkte Ableitung der Nähreier nicht möglich ist. DUPOUY plädiert deshalb bei den meisten Arten für eine parasyngame Determination, bei der auch biochemische Faktoren, wie das Spermien-Ejakulat oder Sekrete des weiblichen Genitaltraktes, eine Rolle spielen dürften.

e) *Zur Evolution des Nähreiertypes.*

Es muss betont werden, dass diesem eben diskutierten „negativen“ Aspekt der Sterilität ², welcher zudem nur die cytologische Seite des Nähreier-Problems beleuchtet, zahlreiche positive Neuerungen gegenüberstehen. Die mit der Ausbildung von Nähreiern verbundenen morphologischen Veränderungen der Larven sind viel bedeutsamer.

Die retardierenden Einflüsse — hier muss starke Entwicklungshemmung als abgeleitet gesehen werden — wurden schon geschildert (p. 768). Parallel wie bei Eiweiss-Spezialisten wird der Protoleith bei evolutiv fortgeschrittenen Ontogenesen nicht mehr auf das Entoderm verteilt, sondern in vier und im Extrem nur noch in einer Macromere konzentriert. Damit kann der eigene Dotter zeitweilig aus dem Abbauprozess ausgeschaltet werden.

In Anbetracht dieser Kriterien (Tab. XLIII) und des beim Nähreier-Verschlingen nötigen Umbaus des Oesophages muss der Modus des Drehens und vor allem der des Abflimmerns von Dotterplättchen — beide fehlen den allgemein als evoluiert taxierten Stenoglossen — als ursprünglicher betrachtet werden. Man beachte auch die mit Ausnahme von *Cassidaria* geringen Eidurchmesser.

Polinices catena mit stark gefurchten Nähreiern ohne isolierte Macromeren und mit manchen sich durch Eiweiss ernährenden, morphologisch sehr ähnlichen und gleichfalls in der Entwicklung kaum retardierten Verwandten kommt unserer Idee des ursprünglichen Nähreiertypes am nächsten. Auf ihre relativ geringe Anpassung ans Kapselmilieu und das teilweise häufige Schlüpfen mit Velumresten wurde früher schon hingewiesen.

¹ Auch FRANC (1943) hat ein bei vielen Arten häufiges Auffressen von Eizellen im Ovar beschrieben.

² Wir betrachten dabei den Typ des sich nicht mehr furchenden Nähreies als evoluiertes.

Das bei *Cassidaria* und *Neritina* verwirklichte Drehen erfordert bereits zusätzliche Anpassungen. *Bursa* mit ihren Besonderheiten steht abseits.

Innerhalb den die Nähreier verschlingenden Formen, welche sich wahrscheinlich bei verschiedenen Gattungen parallel herausgebildet haben, lässt sich kaum eine Stufung herleiten, zumal Formen mit cytologisch evoluierten Nähreiern oft eine geringe Retardierung der Entwicklung aufweisen. Immerhin dürften *Nucella* mit ihrem extrem spezialisierten Fress-Stadium und *Buccinum* mit seiner Enddarmblase als stark abgeleitet gelten.

Die ausser bei *Neritina* nur bei marinen Prosobranchiern auftretende embryonale Ernährung mit Nähreiern ermöglicht mit Ausnahme der aberranten *Bursa* stets ein Schlüpfen im Kriechstadium. Infolge der intensiven Nährstoffaufnahme ist aber — entgegen den Kriechstadien von nährstoffärmeren Arten — der Darmtrakt noch mit grösseren oder kleineren Dottervorräten gefüllt.

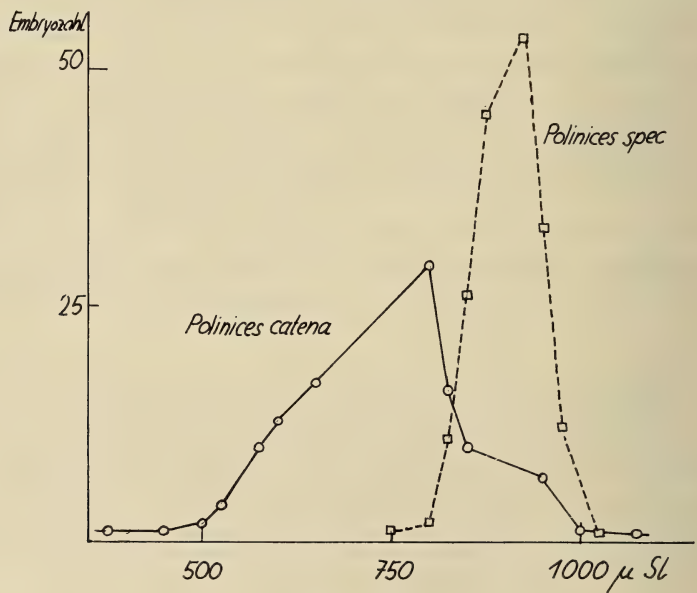


ABB. 112.

Die Variabilität der Schalenlänge im Schlüpfmoment bei *Polinices*-Arten (berechnet aus je 235 Exemplaren). Diese ist bei der mit Nähreiern versehenen *Polinices catena* wesentlich grösser als bei der nähreierlosen Art (vgl. Text und Tab. XLIV).

Im Gegensatz zu den übrigen Prosobranchiern und den Opisthobranchiern (Abb. 108, 109) lässt sich keine eindeutige Relation zwischen dem Dottergehalt und der Schalenlänge im Schlüpfmoment herleiten¹, da bei den einzelnen Arten zusätzliche Faktoren (individuell differierende Dotteraufnahme, Ökologie, intrakapsuläre Entwicklungszeit etc.) mit im Spiele sind. Auch bei den meist sehr dotterreichen Tintenfischen ergibt sich bei der Gegenüberstellung von Eivolumen und dorsaler Mantellänge der frisch geschlüpften Jungtiere keine lineare Funktion. Infolge der unterschiedlichen Dotteraufnahme durch die einzelnen Embryonen ist die Variabilität der Schalenlänge im Schlüpfmoment grösser als bei den übrigen Prosobranchiern (Tab. XLIV und Abb. 112).

E. Schlüpfen und Postembryonalentwicklung

In dieser der Embryonalperiode gewidmeten Studie können das Schlüpfen und die Postembryonalperiode nur kurz gestreift werden.

1) Schlüpfen.

Die Dauer der embryonalen Entwicklung bis zum Schlüpfen ist ausser von oekologischen Bedingungen (Temperatur) auch vom Schlüpfzustand abhängig und daher bei den meisten Opisthobranchiern (fast immer unter 15 Tagen) und Prosobranchiern mit freien Larven kurz, bei Nährstoffspezialisten, arktischen und terrestrischen Prosobranchiern dagegen lang (vgl. Tab. XLV ff).

Die Tatsache des sehr unterschiedlichen Schlüpfzustandes (vgl. auch Tab. L) weist auf die relative Bedeutungslosigkeit des Schlüpfmomentes

¹ Auf Grund von Nähreierdurchmessern, Nähreierzahl und der Embryonenzahl pro Kapsel wurde das durchschnittliche, dem einzelnen Keim zur Verfügung stehende Dottervolumen (in mm³) berechnet. Dabei ergaben sich u.a. folgende Werte:

<i>Polinices catena</i>	0,080	<i>Pisania maculosa</i>	0,243
<i>Cassidaria echinophora</i>	0,112	<i>Nerita alticola</i>	0,250
<i>Ocenebra spec.</i>	0,139	<i>Neptunea antiqua</i>	35,3
<i>Cassidaria spec.</i>	0,216	<i>Volutopsis norwegica</i>	242-363 !

Diese Zahlen wurden der durchschnittlichen Schalenlänge im Schlüpfmoment gegenübergestellt. Die riesigen Dottermengen der arktischen *Neptunea* und *Volutopsis* — welche als sehr grosse Kriechstadien schlüpfen (Tab. L) — werden mit der durch die ungünstigen oekologischen Bedingungen nötigen langen Entwicklungszeit zusammenhängen. Bei den anderen Arten sind Dottermenge und Schalenlänge einigermaßen korreliert; *Nerita* und *Pisania* zeigen freilich etwas abweichende Werte.

im Hinblick auf die Gesamtentwicklung hin (vgl. pg 785). Die embryonal eingeleiteten Entwicklungsgänge setzen sich ohne Unterbrechung in die Postembryonalzeit fort.

Das Freiwerden der Veliger bzw. der Kriechstadien aus den Eihüllen erfolgt auf sehr unterschiedliche Art¹. So können die Eihüllen durch Volumenzunahme des Kapselinhaltes bersten (*Valvata*); bei *Polinices*-Arten kann es auch zur Auflösung des ganzen Laichbandes kommen (GIGLIOLI). Durch die herumschwimmenden Veliger oder durch Umherkriechen mögen dabei die Hüllen schon etwas abgenützt sein (PELSENEER).

Agriolimax, die Basommatophoren und sehr viele Prosobranchier raspeln mit ihrer Radula ein Loch in die Kapsel, wobei bei *Thais Nucella* u.a. die praeformierte Schlüpföffnung (« opercule » (FRANC)) ignoriert wird. Diese kann sich auch bei *Fusus*, *Ocenebra*, *Pisania*, *Urosalpinx* und einigen Opisthobranchiern (*Bulla*) (BERILL), *Adalaria* (THOMPSON)) mit Hilfe eines Schlüpffermentes öffnen.

Daneben können Eihüllen auch mit Hilfe des Operculums (*Amphibola* (FARNIE)), des Velums (*Caecum glabrum* (GÄTZE)) oder von Fussdrüsensekreten (*Theodoxia bourguignati* (ROGER)) geöffnet werden. Zudem können bei manchen Arten auch verschiedene dieser Möglichkeiten zusammenwirken¹. So macht etwa *Viviparus* kräftige Fussbewegungen, bevor die Radula in Funktion tritt; bei *Onchidella* wirkt die Radula gemeinsam mit einem Enzym und bei *Urosalpinx* schliesslich erfolgt das Schlüpfen unter dem Einfluss von Enzymen, der Bewegung des Embryos und der Flut.

Ovovivipare Arten schlüpfen in den weiblichen Geschlechtsgängen oder werden beim Auspressen aus dem Weibchen von den Eihüllen befreit (*Viviparus malleatus*, *Campeloma decisum*).

2) Zur Postembryonalentwicklung.

Der den Verlauf der Postembryonalentwicklung bestimmende Schlüpfzustand hängt, wie schon mehrfach gezeigt worden ist, stark von der embryonalen Ernährung und damit auch von der Grösse der Jungtiere ab (vgl. Tab. XXIV und XLVIII ff). Bei über 500 μ Schalenlänge aufweisenden Schlüpfstadien handelt es sich in der Regel um Kriechstadien, wobei die Jungtiere von Nöhreier-Arten am grössten werden. Bei Archaeo- und Mesogastropoden sind Veliger und Kriechstadien etwa gleich häufig, während bei den ja auch die meisten Nöhreierformen enthaltenden Stenoglossen die Kriechstadien dominieren (Ta. XLIX).

Unter den mit einer freischwimmenden Larve schlüpfenden Arten sind die lecithotrophen von den planctotrophen Larven zu scheiden

¹ vgl. u.a. PELSENEER 1935, FRANC 1940 ff, THORSON, FRETTER-GRAHAM u.a.

² Vgl. etwa CRABB, FRETTER 1943 und HANCOCK.

(vgl. THORSON 1946 ff)¹. Erstere stammen meist aus dotterreichen Eiern, sind daher in der Individuenzahl bescheiden und fressen kein Plankton. Die planktontische Phase ist meist kurz, kann sich aber bis zu zwei Monaten ausdehnen. *Philbertia* (nach dem Schlüpfen) und *Nassa mutabilis* entsprechen etwa diesem Typ.

Die planktotrophen Larven ernähren sich besonders von Phytoplankton, wobei das Nahrungsbedürfnis im Verhältnis zur Tiergrösse stärker als beim Adulttier ist. Die Formen mit kurzem pelagischem, einige Stunden oder Tage währendem Leben bleiben dabei morphologisch unverändert (z.B. *Helcion pellucidum*, *Acmaea testudinalis* und *virginea*, *Hydrobia ulvae*, *Turritella communis*). Sogenannte „Langdistanzlarven“ mit einer langen pelagischen Phase schlüpfen aus kleinen Eiern² und in grosser Zahl; während der zwischen 1 bis 9 (meist 3—5) Wochen dauernden planktontischen Zeit (vgl. Tab. LII) erfolgen morphologische Veränderungen (v.a. Ausbau des Velums, Anlage von adulten Organen) und oft ein intensives Grössenwachstum. Dieser häufig bei Prosobranchiern vorkommende Typ (Tab. LI) zeigt im Auftreten grosse jährliche Schwankungen.

Nicht pelagische Formen besitzen ein äusserlich adultähnliches Kriechstadium (vgl. Tab. XXIX), welches bei Vertretern der nährstoffreichen Ontogenese (Tab. XLIV) teilweise enorme individuelle Grössenunterschiede aufweisen kann (vgl. auch THORSON 1950). Neben dem endgültigen Ausbau des Darmtraktes ist für die Postembryonalzeit speziell das Auseinanderweichen der Ganglien und die Ausbildung der Gonaden typisch, wobei bei *Crepidula adunca* der Penis freilich schon embryonal ausgebildet ist.

Der Eintritt der Geschlechtsreife erfolgt bei Prosobranchiern meist nach einem Jahr, bei Opisthobranchiern, die teilweise Frühreife zeigen (d.h. Geschlechtsreife mit noch vorhandenen Velumresten), nach einigen Tagen bis Monaten und bei Pulmonaten nach Monaten bis Jahren³ (vgl. PELSENER 1935).

Der grössenmässige Umfang des postembryonalen Wachstums ist erst sehr wenig untersucht worden. Tab. LIII zeigt deutlich, dass die Veligerstadien im Vergleich zum Adulttier kleiner sind (besonders bei Opisthobranchiern) als die Kriechstadien; unter diesen sind die Pulmonaten-Jungtiere dank ihrer reichen Eiweissversorgung verhältnismässig am grössten.

¹ Der prozentuale Anteil der diversen Larventypen (gerechnet für alle Avertebrata) beträgt 10% für die Lecithotrophen in allen Meeren (sie fehlen aber in der Arktis) und 50% für Planktotrophe mit kurzer pelagischer Phase in allen Meeren. Planktotrophe mit langer pelagischer Phase kommen zu 5% in arktischen, zu 55-65% in borealen und je zu 80-85% in tropischen Meeren vor (THORSON).

² Selten auch aus grossen Eiern, z.B. *Bela (Lora) trevelyana*.

³ Bei *Helix pomatia* etwa nach 3 Jahren.

III. TEIL: DISKUSSION DER BEFUNDE

In der vorliegenden Arbeit ist bisher auf Grund eigener Befunde und von Literaturangaben versucht worden, ein möglichst reichhaltiges Bild der ja sehr unterschiedlichen Prosobranchier-Entwicklungen zu vermitteln. In diesem letzten Abschnitt möchten wir, basierend auf den erarbeiteten Detailkenntnissen, eine Stellungnahme zu verschiedenen allgemeinen Problemkreisen geben. Dabei wird sich erweisen, dass in den Fragen über die Beziehung von Ontogenese und Evolution und im Problemkreis der Metamorphose auch weiterhin noch viele ungelöste Fakten vorhanden bleiben. Andererseits erlauben unsere Ergebnisse eine klarere Vorstellung über das Typische der Prosobranchier-Ontogenese und eine kritische Sichtung der bisherigen Homologisierungsversuche mit der Entwicklung der Cephalopoda.

A. Ontogenese und Evolution (Phylogenese)

Wir fragen nach der Beziehung der Gastropoden-Ontogenesen zu den nachstehend aufgeführten Möglichkeiten von evolutiven Änderungen, welche freilich in Wirklichkeit nicht scharf voneinander zu trennen sind ¹.

1. Eine erste Gruppe von Mutationen wirkt sich besonders im Adultzustand aus. Sie hat aber, besonders wenn es sich nicht um eine Addition neuer Endstadien handelt (was laut GARSTANG für Mollusken nicht zutrifft), auch ihren Einfluss auf den Verlauf der Ontogenese. Dies gilt in besonderem Masse für die sich früh auswirkenden Veränderungen, die gewöhnlich als „Archallaxis“ (SEWERTZOFF) ² bezeichnet werden. Nach DALCQ müssen die die einzelnen Tierklassen bestimmenden Unterschiede auf „Ontomuta-

¹ Die Cephalopoden etwa, wo die evolutiven Veränderungen sowohl Adultform als Ontogenie ergreifen, müssten unter den Gruppen 1 und 3 zitiert werden. — Vgl. u.a. die Cerebralisationsarbeit von WIRZ und die Angaben zur Ontogenese bei PICKFORD-Mc CONNAUGHEY, MANGOLD und FIORONI.

² Der Begriff wird meist im Gegensatz zur „Deviation“ gebraucht, welche freilich zum Teil auch für frühontogenetische Abweichungen verwendet wird.

tionen“ zurückgeführt werden. So bestimmt etwa die Schalendrüse der Mollusken frühembryonal durch Invagination den Tintenfisch-, durch Evagination den Gastropodentyp mit. Die morphologisch bedeutenden Umwandlungen der parasitischen Schnecken setzen ebenfalls schon bei frühen Ontogenese-Stadien ein. — Die adult in Bezug auf Cerebralisation, Verhalten und Bauplan weit auseinander gespaltenen Opisthobranchier sind einander in ihren Ontogenesen recht ähnlich (fast immer mit freischwimmendem Veliger) und müssen deshalb ebenfalls hier eingeordnet werden.

2. Eine zweite, mehr theoretisch erbaute als sachlich fundierte Kategorie umfasst rein larvale Adaptationen, welche ihre Auswirkungen auf die Adultstadien haben. So scheint uns die Ansicht von GARSTANG, wonach die für die Anatomie erwachsener Schnecken so bedeutsame Torsion ursprünglich als larvale, einen Rückzug des Veligers in die Schale ermöglichende Anpassung zu werten sei, weiterer Beweise zu bedürfen.

3. Schliesslich können bei adult ähnlichen Arten durch Änderung des Ontogeneseverlaufes sich differierende Entwicklungsstadien, die „conspicuous deviations“ von GARSTANG, herausbilden. Für diese als „Caenogenesis“ (HAECKEL)¹ bezeichnete unabhängige Evolution von Larven und Adulttieren bieten die Prosobranchier ein klassisches Beispiel. Hier führen ja innerhalb der gleichen Gattung oder sogar Art sehr unterschiedliche Embryonalentwicklungen zu adult sehr ähnlichen Formen (vgl. Tab. LVII). Diese u.a. schon von PORTMANN (1955) betonte Tatsache ist beim Kapseltyp stärker verwirklicht als bei Arten mit pelagischen Veligern (vgl. RISBEC 1937). Die Prosobranchier zeigen deshalb besonders eindrucklich, dass die Ontogenese nie rein auf den Adultzustand ausgerichtet ist und innere ontogenetische Anpassungen hinzutreten. So wirken sich grössere Dotter- und Eiweissmengen entscheidend auf den Verlauf der Gesamtentwicklung aus. Als Anpassung ans embryonale Medium kommt es zusätzlich zur Interpolation von larvalen Organen, welche den Begriff der „umwegigen Entwicklung“ von NAUCK treffend illustrieren. Solche Organe können sekundär, teilweise unter Funktionswechsel, ans neue Milieu ange-

¹ Vgl. NAUCK (1931): „umwegige Entwicklung“. — DE BEER: „dissimilar youngs — similar adults“.

passt werden. So wird etwa das Velum als Schwimmorgan des freien Veligers bei einigen Kapselformen in den Dienst der Nähr-eierdrehung gestellt, wobei die sonst Mikroplankton transportierende Futterrinne zur Weiterleitung von Dotterplättchen verwendet wird. Auch die Cilien der für den embryonalen Stoffwechsel so wichtigen Hautvakuolenzellen der Kopfblase können der Nähr-eierdrehung dienen.

Von Anfang an angelegte Adultorgane werden unter morphologischen Veränderungen teilweise beim Abbau der embryonalen Nährstoffe mit verwendet, wie der verbreiterte, stark dehnbare, bei *Fusus* mit einer transitorischen Verschlussmöglichkeit versehene Oesophagus oder der embryonal in die mechanische Zerkleinerung der Dotterplättchen eingespannte Enddarm, welcher bei *Buccinum* eine spezielle Enddarmblase ausgebildet hat.

Die eben skizzierte Eigengesetzlichkeit in den Ontogenesen der Prosobranchier lässt die so häufig propagierte Annahme der Rekapitulation in manchen Beziehungen als fragwürdig erscheinen¹. Diese Feststellung gilt auch in höherem systematischen Rahmen, indem etwa -mit Ausnahme der Anlage der molluskentypischen Organe (Statocyste, Schalendrüse, etc.) — keine Ähnlichkeiten zwischen der Gastropoden- und Cephalopodenontogenese mehr bestehen (vgl. p. 792 ff).

Die in den Evolutionstheorien stark beachteten Änderungen des Ontogenesetempos wirken sich bei Schnecken kaum auf die Endzustände aus. Die Ansicht LEMCHE's, dass es sich bei den Pteropoden um neotene, d.h. in Bezug auf ihre Formbildung gegenüber den Gonaden retardierte Opisthobranchierlarven handle, dürfte kaum zutreffen. Zudem sind auch alle Opisthobranchier, welche als noch mit larvalen Cilienkränzen versehene Jungtiere geschlechtsreif werden², bereits in Metamorphose oder haben diese schon beendet. Sie fallen somit nicht unter den eigentlichen Begriff der Neotenie, welcher ein klar abgegrenztes, in der Entwicklung stillstehendes Larvenstadium mit der Fähigkeit zur Fortpflanzung erfasst.

¹ Und zwar sowohl in der Fassung des biogenetischen Grundgesetzes (HÆCKEL 1866: Die Ontogenese ist die kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenese) als in der auch von ROSTAND übernommenen Formulierung K. E. VON BAER's (1828: Der Embryo einer höheren Tierform ist nie einer anderen Tierform gleich, sondern nur ihrem Embryo).

² *Clione flavescens* und *Dexibranchea ciliata* (PELSENER 1935). — Auch neukaledonische Arten sind schon nach 10 bis 11 Tagen matur (RISBEC 1928).

B. Zum Problem der Metamorphose und des Entwicklungsmodus

Die Metamorphose ist durch das Vorkommen von auf Embryonalstadien folgende, als „Larven“ zu bezeichnende Entwicklungsstufen charakterisiert. Diese unterscheiden sich von den ersteren durch besondere transitorische „Larvenorgane“; deren Funktion fällt in diese Entwicklungsstufe. Ausgenommen sind davon die transitorischen Zusatzeinrichtungen, welche in Beziehung zur Abhängigkeit von den Eltern stehen (vgl. GEIGY-PORTMANN). — Die Metamorphose als stets mit einem Formwechsel verknüpfter Prozess umfasst damit den Abbau larvaler Organe und den Neuaufbau adulter Organe, welcher in Form von embryonalen Zellhaufen ¹ schon lange vorbereitet sein kann. Daneben bleiben die larvo-adulten Organe bestehen; sie können aber, wie gerade die Prosobranchier es illustrieren, beträchtlichen Veränderungen unterworfen sein.

Die Herausbildung einer Larve ist bei Gastropoden fast immer ² mit einem Milieuwechsel und damit mit einer Änderung von Ernährungs- und Bewegungsform kombiniert, sei es der Wechsel von der planktontischen zur benthischen Lebensweise bei Arten mit Veligern oder der Uebergang von der Kapselflüssigkeit zum freien Leben bei Kriechstadien ³. Im ersteren Fall hat die unabhängig von der Phylogenese spielende, lokomotorische Anpassungen erfordernde Larvenperiode zusätzlich die Aufgabe einer weiten Verbreitung der Art übernommen. Auch die Anpassungen von larvo-adulten Organen an besondere embryonale Ernährungsbedingungen (z.B. Mitteldarmdrüse) sind autonom.

Bei den Opisthobranchiern und den planktontischen Prosobranchier-Veligern wurde das Vorkommen der hier postembryonal ablaufenden Metamorphose nie bestritten. Dagegen wird noch

¹ Von PORTMANN-SANDMEIER bei Prosobranchiern mit den Imaginalscheiben der Insekten verglichen.

² Ausser bei Hetero- und Pteropoden.

³ Infolge der besonderen Milieu-Anpassungen ist die Metamorphose bei parasitischen Prosobranchiern (*Enteroxernos*, *Parenteroxenos*, *Entocolax*; vgl. DE BONNEVIE, VANEY, SCHWANWITSCH, IVANOV u.a.) besonders kompliziert.

heute manchmal die Ontogenese der im Kriechstadium schlüpfenden (=éclosion ephelicismorphe (PELSENEER 1935)) Kapselformen der Prosobranchier als direkte Entwicklung (développement condensé (PELSENEER)) bezeichnet. Es werden aber, wie unsere Studie detailliert zeigt, beim Kapselleben die morphologischen Veränderungen nicht nur nicht ausgelassen, sondern durch die besonders stark entwickelten Larvalorgane¹ noch kompliziert. Die zusätzlichen Ernährungsformen bringen sogar bei manchen Arten die Einschaltung eines von einer Heterochronie der Entwicklung gefolgtten Fress-Stadiums.

Entgegen einer weit verbreiteten Auffassung schliesst also der Dotter- oder Eiweissreichtum die Metamorphose nicht aus, sondern verlängert sie sogar noch. Damit wird auch FOL bestätigt, der bei Formen mit langer Entwicklungszeit besonders intensiv ausgebauten Larvalorganen forderte. Freilich verläuft die Metamorphose der Kapselformen² sukzessive und ohne Krise (FRANC 1940) und ihre Rolle als Verbreiter der Art fällt dahin.

Mit Recht hat daher PORTMANN (1955) von einer verborgenen Metamorphose (métamorphose abritée) gesprochen; besonders bei Pulmonaten wird für die innerhalb der Eihüllen durchlaufene Larvenphase auch der von JEZIKOW stammende Begriff der Krypto-metabolie verwendet.

Bei Land- und Süsswasserformen (bei *Pomatias* und den Pulmonaten) wird zwar kein oder ein stark abgeändertes Veligerstadium ohne typisches Larvalherz und Larvalnieren ausgebildet; dafür treten andere hochspezialisierte Larvalorgane auf, welche nach CARRICK keine Wiederholung der primitiveren Veligermerkmale mehr gestatten. So fehlt das Velum oder ist schwach entwickelt; dafür werden die Kopf- (bzw. cephalische Masse bei *Pomatias*) und Fussblase (Podocyste) besonders umfangreich. Die Larvalnieren sind durch transitorische Urnieren ersetzt, und die Muskelentwicklung ist stark retardiert, was sich auch auf den Verlauf der Torsion auswirkt. Obwohl hier die Adultform auf „direkterem“ Wege (=„gradual assumption“ des adulten Aussehens (CARRICK)) erreicht wird, muss entgegen der Ansicht CARRICK's von einer

¹ Nur einige Prosobranchier mit Kapselentwicklung zeigen kein oder nur ein schwach entwickeltes Velum (*Crepidula adunca*, *Littorina littoralis*).

² Diese erfolgt bei Prosobranchiern öfters bei ins Innere der Mantelhöhle zurückgezogenen Embryonen.

Metamorphose gesprochen werden. Wie bei den marinen Prosobranchiern erfolgen auch hier postembryonal noch grössere Veränderungen, wie der Ausbau der Schale und der Gonaden, teilweise die Beendigung der Torsion, sowie Veränderungen in den Körperproportionen.

Als ein Charakteristikum der Entwicklung der Kapselformen (mit kriechendem Schlüpfstadium) sind die relativ häufig auftretenden Missbildungen (vgl. etwa VON ERLANGER 1893)¹ und im besonderen die grossen individuellen Entwicklungsunterschiede von Embryonen der gleichen Eikapsel² zu nennen.

Bei den Prosobranchiern verläuft die Metamorphose sehr unterschiedlich, so in zeitlicher Beziehung, indem sie bei den freischwimmenden Veligern postembryonal und in einzelnen Fällen sehr rasch abläuft³, dagegen sich bei Kapselformen über Wochen hinziehen kann. Bei intrakapsulärer Entwicklung kann die Metamorphose schon während der Embryonalperiode weitgehend abgeschlossen sein oder aber sich noch weit in die Postembryonalzeit hinein erstrecken. Diese Tatsache weist auf die relative Bedeutungslosigkeit des Schlüpfmomentes bei Prosobranchiern hin, welcher ähnlich wie etwa bei Araneiden (VON ORELLI-SCHUETZ) ohne Einfluss auf den in sich autonomen Entwicklungsgang zu sein scheint.

Die unterschiedlichen Formen der Metamorphose, wie sie nur schon innerhalb der Prosobranchier verwirklicht sind, halten den Wunsch nach einer Neu-Klassierung der tierlichen Metamorphosen wach⁴. Diese Forderung wird durch die Entwicklungssituation der Tintenfische bestärkt; bei ihnen weist der von einer pelagischen Jugendphase gefolgte Ontogenesemodus metamorphosehafte Vorgänge auf (vgl. FIORONI 1964), welche in ihrer morphologischen

¹ Z.B. *Cassidaria*, *Murex*, *Nucella*, *Buccinum*, *Bithynia*, *Viviparus*, *Neritina*, *Planorbis*.

² Diese von uns bestätigte Tatsache wurde schon von VON ERLANGER (1892), HOFFMANN, GLASER und RISBEC (1937) hervorgehoben. — Auch bei Tintenfischen sind die individuellen Varianten beim dotterreichen Typ grösser (FIORONI 1964).

³ Z. B. *Firoloides desmaresti* und *Carinaria mediterranea* (FRANC 1949). Auch die Umwandlung der *Echinospira*-Larven erfolgt krisenhaft.

⁴ Dies ist bei den Insekten, wo die ursprüngliche Gliederung in Hemi- und Holometabola inzwischen verfeinert worden ist, bereits geschehen (vgl. etwa WEBER). — Wir werden auf das Problem der Metamorphose in einer späteren Studie noch zurückkommen.

Wertigkeit stark von den Prosobranchierverhältnissen differieren¹.

Unsere Kenntnisse über die Faktoren, welche den Ontogenese-modus, d. h. den Typ mit planktonischer Larvalphase, bzw. die Form mit kriechendem benthischem Schlüpfstadium bestimmen, sind noch sehr lückenhaft. Jeder Erklärungsversuch wird nur schon durch die Tatsache erschwert, dass bei nahe verwandten und sich auch ökologisch nahe stehenden Formen schon die unterschiedlichsten Entwicklungsweisen verwirklicht sind (Tab. LVII).

Die zum Kriechstadium führende Embryonalentwicklung kommt speziell bei viviparen Arten² und dotterreichen Eiern vor, wobei häufig noch zusätzliche extraembryonale Nährstoffe (Eiweisse, Nähreier, Placentabildung bei Veloplacenta) hinzutreten können. Freilich bestehen zahlreiche Ausnahmen (vgl. Tab. XVIII) von der durch KNUDSEN aufgestellten Regel, wonach kleine Eier (unter 200 μ Eidurchmesser) ausschliesslich eine pelagische, grosse Eier über 400 μ) dagegen keine planktonische Entwicklungsphase durchmachen sollen.

THORSON (1936ff) hat den ökologischen Bedingungen des Biotopes einen grossen Einfluss auf den Verlauf der Embryonalentwicklung zugeschrieben. Nach ihm besteht ein intensiverer Zusammenhang zwischen Ontogenese und Ökotypus als zwischen Embryonalentwicklung und systematischer Stellung. Ein Schlüpfen im Kriechstadium kommt besonders in den arktischen und antarktischen Gebieten³ (wo die Eier kleiner sind als in der Arktis), in der

¹ Auch das Problem von Früh- und Spätlarven bedarf der Klärung. So weist etwa die von GEIGY-PORTMANN als Frühlarve bezeichnete Trochophora bei Mollusken analog wie der Veliger bereits gruppentypische Merkmale auf. — Die indirekte Entwicklung mit Sekundärlarve (Veliger) geht bei vielen Prosobranchiern in eine Entwicklung mit abhängigen Larven (Eiweiss, Nähreier, Macromeren) über, wobei hier entgegen der Annahme von GEIGY-PORTMANN die transitorischen Organe keineswegs abgeschwächt sind.

² Als Ausnahmen sind etwa *Planaxis sulcatus* (RISBEC 1935) und *Littorina angulifera* (LEBOUR 1945) zu nennen.

³ Vgl. die %-Zahl der Arten mit pelagischer Entwicklung (nach THORSON 1940):

0%	in Ostgrönland
10%	in Ost-Island; 30% in Süd-Island
40%	auf den Faröer-Inseln
64%	auf den Britischen Inseln
65%	in Dänemark
75%	im Iranischen Golf
57%	in Neukaledonien (ohne Berücksichtigung verschiedener "ungeklärter" Arten).

An der westafrikanischen Küste besitzen 69% der Arten eine pelagische Jugendphase (KNUDSEN).

Tiefsee, in der Gezeitenzone¹ und bei Land- und Süsswasserformen vor.

Freilich gilt es, die wirkenden Selektionsfaktoren von Fall zu Fall noch zu finden.- Als Ursache für die fehlende planktontische Phase in den polaren Regionen werden von THORSON etwa die für einen Veliger zu tiefen Temperaturen und das spärliche Futter geltend gemacht. Es ist nun aber das Kaltwasser besonders reich an Phytoplankton. Uns scheint daher eher die grosse Zahl von Nahrungskonkurrenten ein Aufkommen von Veligern zu verhindern, welch letztere sich dafür im plankton- und damit feindarmen Warmwasser halten können.

Das seltene Vorkommen von Veligern im Süsswasser wird von WESENBERG-LUND dadurch erklärt, dass ein Veliger hier kaum schwimmen könnte. Zudem werden hier die Dotterreserven besser ausgenützt; mit der einem Süsswasser-Kriechstadium zur Verfügung stehenden Dottermenge könnte im Meer nur die Stufe des planktontischen Veligers erreicht werden (THORSON).

Abschliessend sei die Frage nach dem ursprünglicheren der zwei heutigen Entwicklungstypen der Gastropoden (mit freischwimmendem Veliger, bzw. schlüpfendem Kriechstadium) gestellt. Auf Grund unserer Befunde scheint uns² entgegen den für eine ursprünglich „direkte“ Molluskenentwicklung³ plädierenden Theorien (RIEDL, vgl. auch PORTMANN 1960) der Modus der indirekten Entwicklung mit freier Larvenphase als ursprünglicher. Fast alle Opisthobranchier und manche Prosobranchier entwickeln sich mit planktontischen Larven. Auch bei Kapselformen, welche besonders bei Mesogastropoden und Stenoglossen stark spezialisierte Entwicklungsstadien hervorgebracht haben, kommt das Veliger-Stadium intrakapsulär noch vor⁴. Selbst bei den stark abgewandelten Landformen finden sich noch Anklänge an den Veliger. Freischwimmende Larven sind auch unter den primärerem Molluskengruppen⁵ (Polyplacophora, Aplacophora), den Scaphopoden und

¹ Auch die Opisthobranchier durchlaufen in der Gezeitenzone nur eine kurze pelagische Phase (THORSON 1936).

² Vgl. auch CONKLIN (1897).

³ Es muss in diesem Zusammenhang nochmals betont werden, dass es bei Gastropoden eine "direkte Entwicklung" gar nicht gibt.

⁴ Hier könnte von Rekapitulation gesprochen werden!

⁵ Freilich ist hier noch nicht erwiesen, ob es sich nicht um sekundär stark abgewandelte Formen handeln könnte.

vielen Muscheln verbreitet. Innerhalb der Gastropoden sind die freien Veliger einfacher gebaut als die Kriechstadien.

Auch in evolutiver Hinsicht bringt die primär planktontische Entwicklung entscheidende Vorteile. Sie gestattet trotz kleinen Elterntieren die Produktion einer grossen Zahl kleiner Eier. Die nach einer kurzen Entwicklungszeit schlüpfenden Veliger sichern eine weite Verbreitung der Art und damit die Besetzung ökologischer Nischen. — Im Gegensatz dazu sind die im benthischen Kriechstadium schlüpfenden spezialisierteren Arten auf ein engeres Biotop beschränkt.

Schliesslich deuten die Befunde an Cephalopoden (vgl. FIORONI 1964) ebenfalls auf die Ursprünglichkeit der dotterarmen, auch hier mit einer planktontischen Phase verkoppelten Entwicklung hin. Innerhalb der einzelnen Gruppen¹ sind die mit dotterreichen Eiern ausgestatteten Formen höher cerebralisiert als die kleineiigen Arten (WIRZ).

C. Zur Beziehung zwischen dem Entoblast und den embryonalen Nährstoffen

Das vorhergehende Kapitel wies bei allen Gastropoden auf das Vorkommen von Larvenstadien und damit einer Metamorphose hin. Die Bedingungen des Larvenlebens erfordern die Ausbildung spezieller larvaler Organe und besonders bei Kapselformen noch zusätzliche Anpassungen des gesamten Darmtraktes an die embryonalen Nährstoffe. Bei den Prosobranchiern werden ja mit Ausnahme der zur Eiweissaufnahme spezialisierten cephalen Masse von *Pomatias* alle extraembryonalen Nährstoffe mit dem Stomodaeum verschlungen und im entodermalen Mitteldarm und seinen Anhängen gespeichert und resorbiert. Auch der Protolecith liegt vorwiegend in den Entoblastzellen. Daher wirken die während der Embryonalentwicklung zur Verfügung stehenden Nährstoffe, selbst wenn man von der schon mehrfach geschilderten Retardierung fast aller Entwicklungsprozesse bei nährstoffreichen Keimen absieht, sich besonders auf den Bau des Entoblastes aus.

¹ Octopoda: *Argonauta* → *Eledone* und *Octopus*
 Teuthoidea: *Architeuthacea* → *Loliginidae*
 Sepioidea: *Sepiolidae* → *Rossia* → *Sepia*

Der unterschiedliche Protolecithgehalt manifestiert sich im Größenverhältnis zwischen Macro- und Micromeren und im Verlauf der Gastrulation. Mit Ausnahme des extrem dotterreichen *Fulgur* (Abb. 83) werden dabei weder die Lokalisation der Organanlagen noch die holoblastische, totale Spiralfurchung beeinflusst. Während der Bildung des Mitteldarmes wird der Protolecith entweder bald resorbiert oder aber als transitorischer entoblastischer Dotterspeicher (Macromere(n)) vom Bildungsentoblast isoliert. — Auf das Problem des transitorischen Entoblastes bei Mollusken wird später noch zurückzukommen sein (vgl. pg 791).

Die Aufnahme extraembryonaler Nährstoffe (Eiweisse, Nähr-eier), besonders wenn diese auf eine kurze aber intensive Schlingphase beschränkt ist, wirkt sich, je nach dem Zeitpunkt der Bewältigung, mehr oder minder hemmend auf die histologische Differenzierung des Darmtraktes aus. Dagegen gestattet die Verkoppelung von ursprünglich für andere Funktionen gebauten Organen mit der Ernährung¹ ein Parallelgehen von Entwicklung und Nährstoffversorgung.

Bei der Bewältigung von Dottersubstanzen und Eiweissen dient der Mitteldarm, aus dem sich später der Magen bildet, besonders zur Speicherung (Nähreier!). Er bleibt histologisch — mit Ausnahme der frühen Ausbildung von Cilien- und teilweise von Drüsenzellen — lange undifferenziert. Seine Cilien sorgen für die Zirkulation der Nährsubstanzen, was analog für die Wimperzellen des Enddarmes gilt. Die teilweise in blasigen Erweiterungen oder einer spezialisierten Enddarmblase gelegenen Cilien tragen speziell bei Nähreierformen auch zur mechanischen Zerkleinerung der Dottersubstanzen bei.

Im Vergleich zum Mitteldarm ist, wenn man von den hochgradig spezialisierten Speicherzellen im Albumensack von *Fusus*², der als Protolecithspeicher zu deutenden Lebermacromere von Trophon und den ins Leberlumen transportierten Nahrungsstoffen absieht, die Speicherfunktion der Mitteldarmdrüse gering. Dagegen spielt diese eine dominierende Rolle als Resorptionsort (Verdauungsort) der gelösten embryonalen Nährstoffe. Dabei werden die Eiweiss- und Dottervakuolen der Mitteldarmdrüse, welche sich bei

¹ Beispielsweise wird das Velum zur Drehung, bzw. mechanischen Zerkleinerung der Nähreier herangezogen.

² Die Zellen der Mitteldarmdrüse der Pulmonaten zeigen analoge Verhältnisse.

Fusus erst sekundär auf Kosten der Speicher- und Sekretzellen herausbilden, schon früh in die Nährstoffresorption einbezogen.

Die hier nur erwähnte, in den vorhergehenden Kapiteln dieser Studie ausführlich dokumentierte Beziehung der Mitteldarmdrüse (Leber) zum Abbau der embryonalen Nährstoffreserven ist nicht nur für die Gastropoden typisch. Wie im folgenden einige Beispiele illustrieren sollen, kommen nicht nur bei den übrigen Molluskenklassen, sondern auch bei ganz anderen Tierstämmen ähnliche Relationen vor, welche in Anbetracht der sehr grossen anatomischen Unterschiede der Embryonen im Einzelnen natürlich viele Besonderheiten aufweisen.

So wird etwa bei Tintenfischen (Tab. LIV) die Leber¹ erst während der späten Embryonalperiode in die Dotterresorption eingeschaltet.

Bei Spinnen (vgl. VON ORELLI-SCHÜTZ) wird der Protolecith durch die vom Cumulus, teilweise wahrscheinlich auch direkt aus dem Blastoderm stammenden Vitellophagen (unter Vakuolenbildung in deren Plasma) aufgenommen. Diese Vitellophagen lagern sich gemeinsam mit den aus vier diffusen Entoblastanlagen ausgewanderten Entoblastzellen an die durch mesodermale Einstülpungen vorgebildeten Lebersepten an und bilden später die Fermentzellen.

Auch bei Insekten — wo freilich eine Mitteldarmdrüse fehlt — können die Dotterzellen (die primären als zurückgebliebene Furchungskerne, die sekundären als vom Blastoderm oder gar vom Entoblast abgegebene Zellen) teilweise Anteile des definitiven Mitteldarmepithels aufbauen (vgl. u.a. WEBER).

Nach der Gastrulation bildet der Dotterentoblast bei decapoden Krebsen (*Astacus*) sekundäre Dotterpyramiden². Diese wachsen unter Volumenzunahme in dorsaler Richtung vor und nehmen dabei mit der Zeit allen Dotter in sich auf. Nach diesem Prozess der sekundären Dotterfurchung bilden sie später Mitteldarm und Mitteldarmdrüse (vgl. etwa REICHENBACH). — Bei anderen Arten (*Eupagurus*, *Crangon*) wird dagegen der Dotter amoeboid von isolierten Vitellophagen durchwandert (SOLLAUD, KRAINSKA), welche später

¹ Bei *Tremoctopus* und *Eledone*, wo der innere Dottersack fehlt, hat die Leber keinen Anteil an der Dotterverdauung (SACARRÃO 1960).

² Im Gegensatz dazu werden die Furchungszellen als primäre Dotterpyramiden bezeichnet.

ebenfalls am Aufbau definitiver Darmteile beteiligt sind. Ähnliche Beziehungen bei weiteren Krebstypen sind in neuester Zeit durch SIEWING zusammengefasst worden.

Als Wirbeltier-Beispiel seien schliesslich die Teleostierkeime (vgl. KUNZ) genannt, bei welchen der den Dotter, Öltropfen und ein syncytiales Dotterentoderm enthaltende Dottersack entgegen den Selachiern keinen Dottergang besitzt und ein rein venöses, aus der Leber stammendes Gefässnetz¹ aufbaut. Je nach dem Zeitpunkt des Auswachsens des Cöloms in den extraembryonalen Raum grenzt die links vorwachsende Leberanlage direkt an den Dottersack (*Perca* mit später Cölom-Auswachsen) oder ist durch eine doppelte, später teilweise auf eine Schicht reduzierte Splanchnopleura (*Pterophyllum*, *Lebistes*, *Coregonus*) von diesem getrennt. Die Leber lagert nach dem ersten Drittel der Entwicklungszeit Glykogenreserven ein, welche noch vor dem Fressen fremder Nahrung wieder abgebaut werden. — Der Kontakt der Leber mit dem Dottersack ist freilich locker, und die Frage, ob die Teleostierleber direkt Dotter resorbieren kann, ist noch ungelöst.

Wir beschränken uns auf diese wenigen Beispiele, welche immerhin die weit verbreiteten, in den einzelnen Fällen sehr unterschiedlichen Beziehungen der Leber (bzw. Mitteldarmdrüse) zum Abbau der embryonalen Nährstoffe genügend illustrieren dürften.

D. Vergleich der zwei Haupttypen dotterreicher Entwicklung bei Mollusken (Prosobranchia-Cephalopoda)

Die oft versuchte Parallelsetzung² der dotterreichen Prosobranchierembryonen mit Cephalopodenkeimen kann auf Grund der in dieser Arbeit geschilderten Befunde neu kritisch durchleuchtet werden³.

Die Autoren, welche die dotterreiche Prosobranchier-Entwicklung als holomeroblastische Zwischenstufe betrachten, gehen

¹ Bei *Pterophyllum* und *Lebistes* strömt das gesamte venöse Blut durch den Dottersack.

² Vgl. u.a. BOBRETZKY, LANKESTER, BLOCH (der Eiweiss-Sack der Pulmonaten entspricht dem Dotterentoblast) und die weitere Literaturangaben bringenden Arbeiten von NAEF, SACARRÃO und PORTMANN (1960).

³ Vgl. dazu auch die Tab. LV, in welcher die wichtigsten Unterschiede in der Ontogenese der Cephalopoden und der Gastropoden zusammengefasst sind.

von den auch bei Prosobranchiern vorkommenden transitorischen Entoblast-Bezirken (Macromeren, Eiweissack) aus. Auch *Fulgur* (vgl. CONKLIN 1907) gilt als Übergangsstadium, indem seine Macromerenkerne sich ohne gleichzeitige Plasmafurchung noch weiter teilen, wodurch ein oft mit dem Dottersyncytium der Tintenfische homologisiertes Macromerensyncytium entsteht. Basierend auf diesen Tatsachen wird eine praeadaptive Trennung in zwei Entoblastbezirke (u.a. SACARRÃO 1953, 1962) postuliert, welche einer Vermehrung des Dottergehaltes vorangehen würde; damit entstünde die Meroblastie vor der Erreichung des Dotterreichtums.

Nach unserer Ansicht übersieht diese Theorie, dass sowohl ontogenetisch als funktionell keine Übereinstimmung zwischen den Prosobranchier- und den Cephalopodenkeimen besteht. Die beiden Klassen besitzen völlig andere spezifische Beziehungen zwischen Furchung und Dotter. Zudem müssen ausser der unterschiedlichen Furchung die sich schon auf die Eipolarität auswirkenden differierenden Beziehungen zwischen den Eiachsen und den Symmetrien des definitiven Tieres (vgl. SACARRÃO 1962) mit berücksichtigt werden. Bei den Prosobranchiern haben zudem Torsion und Volution, die den modernen Tintenfischen (mit Ausnahme der Spirulaschalen) fehlen, grossen Einfluss auf die organogenetischen Prozesse.

Wir gehen von der Furchung aus, welche bei Prosobranchiern, wie bei allen Gastropoden, stets den ganzen Dottervorrat mit einbezieht. Selbst *Fulgur*, welcher dotterreichere Eier als verschiedene Cephalopoden besitzt¹, furcht sich gastropodengemäss nach dem Spiraliernodus. Zwar wird der Protolecith bei dotterreichen Formen durch die Bildung von einer bis vier, fast allen eigenen Dotter enthaltenden Macromeren relativ früh von den weiteren Furchungsschritten ausgeschlossen. Doch bilden die Macromeren auf jeden Fall zuerst einen wesentlichen Teil der Mitteldarmwand. Dies gilt selbst für die Embryonen von *Fulgur*, welche während der Gastrulation keimscheibenähnlich verteilte Organanlagen (Abb. 83) aufweisen.

Eine Isolierung der Macromeren vom Mitteldarm erfolgt, wenn überhaupt, erst nach der Furchung. — Der endgültige Abbau

¹ Vgl. die Eidurchmesser: *Fulgur* 1,7 mm; *Todarodes* 0,8:1,0 mm, *Illex* 0,9:1,1 mm, *Alloteuthis* 1,0:1,3 mm, *Loligo* 1,6:2,2 mm, *Argonauta* 0,6:0,8 mm, *Tremoctopus* 0,9:1,5 mm, *Octopus vulgaris* 1,0:1,8-2,0 mm.

des Dotters setzt erst spät nach dem Aufbau des definitiven Mitteldarmes ein. Der transitorische Entoblast hat dabei — wenn man von der zudem umstrittenen Rolle der Macromerenkerne beim Dotterabbau absieht — im wesentlichen nur Speicherfunktion; die Resorption wird durch den definitiven organogenetischen Mitteldarm besorgt.

Bei den Cephalopoden entsteht durch die discoidale Partialfurchung eine vielzellige Keimscheibe. Aus deren peripheren Macromeren (=Dotter- oder Randzellen) proliferieren als Blastokonon bezeichnete Zellstränge, welche in der Folge die später zu einem Dottersyncytium verwachsenden Dotterepithelzellen (=Vitelluskerne, Dotterentoblast) bilden (vgl. z.B. VIALLETON, LANKESTER u.a.). Dieser transitorische Entoblastbezirk tritt somit vor der Bildung der Keimblätter auf.

Im Gegensatz zu den Gastropoden ist das zur Dotterverarbeitung spezialisierte Dotterepithel vollständig vom übrigen, die Mitteldarmanlage bildenden Entoblast (vgl. u.a. WATASE, VIALLETON, KORSCHULT) getrennt. Damit im Zusammenhang ergibt sich eine völlig andere, teilweise als cryptomer (TEICHMANN, NAEF) bezeichnete Gastrulation¹, die Abkehr von der Spiralfurchung und die erst nach der Gastrulation erfolgende Mitteldarmbildung. Im Verlauf der weiteren Entwicklung umwächst der Embryo keimscheibenartig die ungefurchte, als Protolecith zu bezeichnende Dottermasse; auch der definitive, aus einer „Entodermplatte“ entstehende Mitteldarm wächst von aussen her und anabhängig um den Dotter herum vor. Die Embryonalanlage umfasst nicht voll den Vitellus, was analog wie bei dotterreichen Wirbeltier-Ontogenesen zur Bildung eines äusseren, als einziges Dotterresservoir dienenden extraembryonalen Dottersackes führt.

Im Gegensatz zu den Prosobranchiern spielen bei der embryonalen Nährstoffbewältigung der Cephalopoden die Blutgefässe (teilweise von transitorischer Natur) und die Mundfeldmuskulatur (vgl. Tab. LIV ff) eine dominierende Rolle.

Bei Prosobranchiern lassen sich zudem sukzessive Stufen der Macromerenevolution herleiten (vgl. pg 759)², welche ausnahmslos

¹ Auf die Problematik der Cephalopodengastrulation (vgl. SACARRÃO 1952ff) kann hier nicht näher eingegangen werden.

² Davon unabhängig hat auch der Dottersack der Cephalopoden eine eigene Evolution durchgemacht (vgl. u.a. SACARRÃO 1952 ff und Tab. LVI).

mit dem Spiraliertyp verhaftet bleiben. Selbst *Fulgur* — dessen zusätzliche Kernteilungen scheinen im Sinne der Kern-Plasmarelation im Zusammenhang mit der riesigen Dottermenge zu stehen — liesse sich in dieser Reihe anordnen, wo ja auch Verschmelzungen von ursprünglich getrennten Macromeren vorkommen.

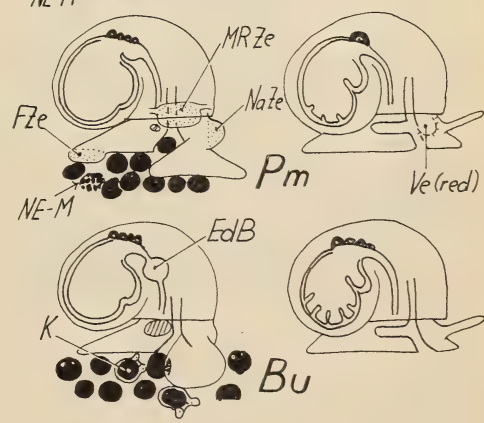
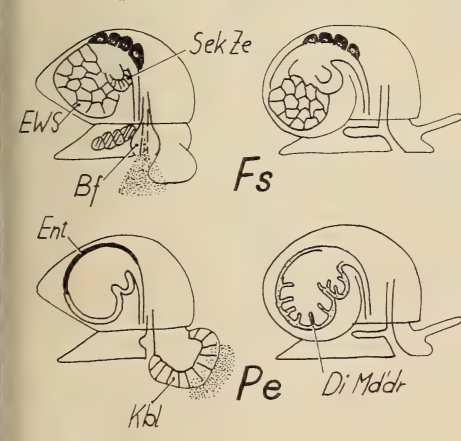
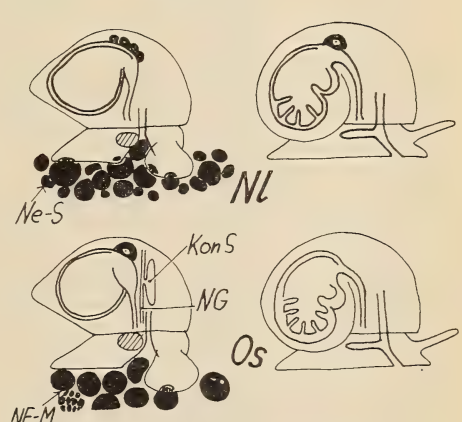
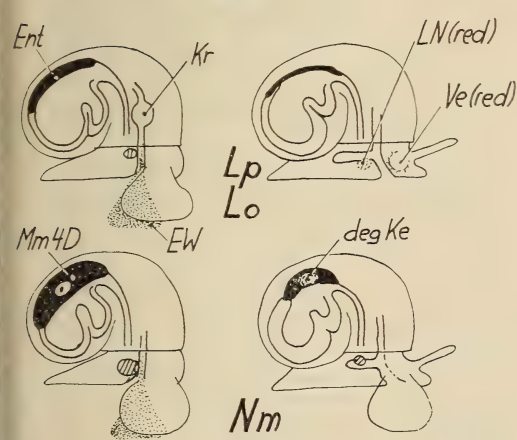
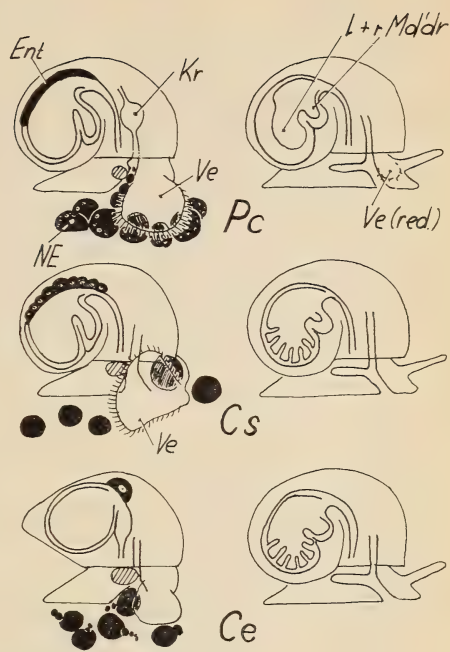
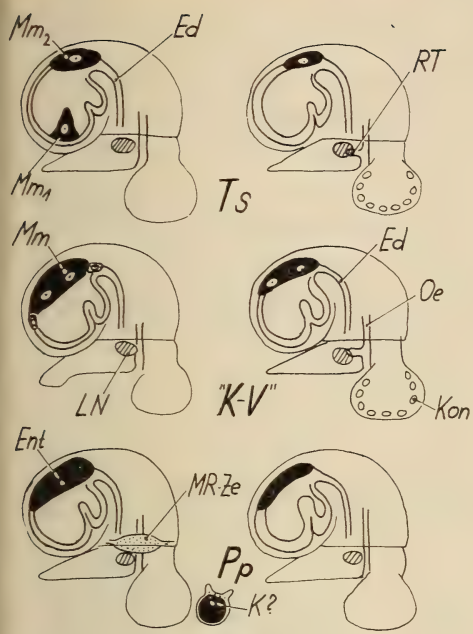
Abgesonderte Macromeren finden sich nur bei Formen mit reichen zusätzlichen extraembryonalen Nährstoffen (Eiweisse, Nähreier), welche bei Prosobranchiern die Rolle des umfangreichen Cephalopoden-Protolecithes übernehmen. Wir betrachten daher die Dottermacromeren nicht als Vorstufen zum Dotterentoblast der Cephalopoden, sondern als spezifische Anpassung an diese Zusatznährstoffe. Sie gestattet eine zeitweilige Ausschaltung des Protolecithes und damit eine ungestörte Bewältigung der extraembryonalen Nährmassen.

Trotz des Fehlens einer Zwischenform bestehen aber in beiden morphologisch so verschiedenen Ontogenesetypen Gemeinsamkeiten, welche auf dem wiederum auf sehr unterschiedlichen Quellen beruhenden Nährstoffreichtum basieren:

1. Die Entwicklungsretardierung, welche sich freilich zu unterschiedlichen Zeitpunkten manifestiert, ist bei Cephalopoden auf den Protolecith, bei den von ihr betroffenen Prosobranchier-Arten dagegen auf extraembryonale Nährstoffe zurückzuführen. Sie fehlt den nährstoffarmen Prosobranchiern, den Nähreierformen mit kontinuierlicher Nährstoffzufuhr (mit Hilfe der velaren Cilien), sowie unter den Cephalopoden bei *Eledone* und *Tremoctopus*, denen ein innerer Dottersack abgeht.

ABB. 113.

Schematische Übersicht der Verdauungsorgane (inklusive Macromeren) des Veligers (links) und des Schlüpfstadiums (rechts), sowie der embryonalen Nährstoffe von Prosobranchiern. -Durch die Nähreieraufnahme in ihrer Entwicklung retardierte Veliger sind durch eine kegelförmige Schale gekennzeichnet. Die ungefurchten Nähreier (uniform schwarz) sind von den Nähreiern mit Kernteilungen (helle Punkte) und mit Furchung unterschieden. — K: Kannibalismus, Bf: «Bourrelet de fermeture». — Dargestellte Arten: Ts: *Trophon spec.*, "K-V": "Konkrementveliger", Pp: *Philbertia purpurea*, Lp: *Lacuna pallidula*, Lo: *Littorina obtusata*, Nm: *Nassa mutabilis*, Fs: *Fusus spec.*, Pe: *Pomatias elegans*, Pc: *Polinices catena*, Cs: *Cassidaria spec.*, Ce: *Cassidaria echinophora*, Nl: *Nucella lapillus*, Os: *Ocenebra spec.*, Pm: *Pisania maculosa*, Bu: *Buccinum undatum*.



2. Die Entwicklungsreife im Schlüpfmoment ist von der Menge der embryonal verfügbaren Nährstoffe abhängig. Analog wie bei den Prosobranchiern machen aus kleinen Eiern stammende Cephalopoden eine planktontische Postembryonalphase durch (vgl. etwa MANGOLD und FIORONI 1964).

3. Bei beiden Molluskenklassen sind die individuellen Grössenunterschiede bei nährstoffreichen Ontogenesen umfangreicher (vgl. pg 777); sie werden aber bei Cephalopoden erst nach dem Naef'schen Stadium XVIII, wo der Dotter ins Embryoinnere gepresst wird, manifest.

TAB. I.

Übersicht der wichtigsten embryologischen Arbeiten an Prosobranchiern

<i>Archaeogastropoda:</i>		NIGES 1896ff, DRUMMOND 1902, OTTO-TÖNNIGES 1906, ANDERSEN 1924ff, CRABB 1929, DAUTERT 1929, FERNANDO 1931a, VAN CLEAVE-LEDERER 1932, GOODRICH 1942ff, JOHANSSON 1951
<i>Haliotis:</i>	BOUTAN 1885ff, STEPHEN-SEN 1924, MURAYAMA 1935, CROFTS 1938ff	
<i>Fissurella:</i>	BOUTAN 1885, FRANC 1950	
<i>Patella:</i>	PATTEN 1886, WILSON 1904, PELSENEER 1910, SMITH 1935, CROFTS 1955, DODD 1957	<i>Ampullaria:</i> SEMPER 1862, FERNANDO 1931
<i>Helcion:</i>	BOUTAN 1898	<i>Lacuna:</i> *, HERTLING 1931
<i>Acmaea:</i>	BOUTAN 1898, WOLFSON 1907	<i>Littorina:</i> *, DELSMAN 1914, CAUL-LELY-PELSENEER 1910, HERTLING 1928ff, LINKE 1933aff, WOODARD 1942, MARCUS-MARCUS 1963
<i>Gibbula</i> (<i>Trochus</i>): und Verwandte	*, SALENSKY 1872, ROBERT 1902, GERSCH 1936, FRANC 1950, GOHAR-EI-SAWY 1963	<i>Pomatias:</i> CREEK 1951/52
<i>Nerita:</i>	RISBEC 1932	<i>Bithynia:</i> SARASIN 1883, VON ERLANGER 1891bff, SACHWATKIN 1926, HESS 1955ff
<i>Pila:</i>	FERNANDO 1931, RANJAH 1942, NAGARAYA 1942	<i>Rissoidae:</i> LEBOUR, 1934
<i>Neritina:</i>	CLAPARÈDE 1857, BLOCH-MANN 1882, ROGER 1934, ANDREWS 1935, BONDESEN 1940	<i>Onoba:</i> RASMUSSEN 1951
		<i>Skeneopsis:</i> LINKE 1933, FRETTER 1947/48
		<i>Homalogyra:</i> FRANC 1948, FRETTER 1948
<i>Mesogastropoda:</i>		<i>Rissoella:</i> FRETTER 1947/48
<i>Viviparus</i> (<i>Paludina</i>):	LEYDIG 1850, BÜTSCHLI 1877, RABL 1883, VON ERLANGER 1891ff, TÖN-	<i>Veloplacenta:</i> HUBENDICK 1952
		<i>Vermetus:</i> LACAZE-DUTHIERS 1865, SALENSKY 1885
		<i>Caecum:</i> GETZE 1938

- Melaniidae*: RAMAMOORTHY 1955
Fagotia: ANKEL 1928
Planaxis: THORSON 1940a
Scala: VESTERGAARD 1935
Entocolax: SCHWANWITSCH 1946
Parenteroxenos: IVANOV 1949
Brachystomia: THORSON 1946, RASMUSSEN 1951
Capulus: VON ERLANGER 1892a
Calyptraea: SALENSKY 1872
Crepidula: MC MURRICH 1886, CONKLIN 1892ff, SUSUKI 1935, MORITZ 1938, THORSON 1940a, COE 1942, WERNER 1955
Strombus: ROBERTSON 1958, D'ASARO 1965
Heteropoda: KROHN 1856ff, FOL 1876, FRANC 1949, OWRE 1964
Polinices
 (*Natica*): *, BOBRETZKY 1877, ANKEL 1930b, HERTLING 1932, GIGLIOLI 1949ff, HANKS 1963
Lamellaria: GIARD 1875, LEBOUR 1935
Erato: LEBOUR 1933
Trivia: PELSENEER 1926, LEBOUR 1931aff
Cypraea: PELSENEER 1926ff
Cassidaria: *, VON ERLANGER 1893, FIORONI-SANDMEIER 1964
Bursa: *, FIORONI 1965

Stenoglossa:
Murex: *, PORTMANN 1926, RISBEC 1937, THORSON 1940a, FRANC 1946/47, KNUDSEN 1950, STAIGER 1951, DUPOUY 1964, PORTMANN-SANDMEIER 1965
Trophon: *
Thais: BURKENROAD 1931, THORSON 1940a
Nucella: *, KOREN-DANIELSEN 1851, CARPENTER 1857, SELENKA 1872, PELSENEER 1910, PORTMANN 1925ff, ANKEL 1937, RISBEC 1937, PORTMANN-SANDMEIER 1965
Urosalpinx: BROOKS 1878, HANCOCK 1956, GANAROS 1958
Ocinebra: *, FRANC 1940ff
Columbella: THORSON 1940a, BACCI 1942, FRANC 1943, KNUDSEN 1950
Volutopsis: THORSON 1940
Chrysodomus: THORSON 1940
Neptunea: THORSON 1935ff
Pyrulofusus: GONOR 1964
Pisania: *, FRANC 1939ff, STAIGER 1950ff, DUPOUY 1964
Buccinum: *, CARPENTER 1857, DAKIN 1911, PORTMANN 1925ff, STAIGER 1951, MARTOJA-PIERSON 1958, PORTMANN-SANDMEIER 1965
Fulgur: MC MURRICH 1896, CONKLIN 1907
Nassa: *, BOBRETZKY 1877, HOFFMANN 1902, DIMON 1905, PELSENEER 1910, LEBOUR 1931, VESTERGAARD 1935, THORSON 1946, SCHELTEMA 1962, FIORONI 1965
Ilyanassa: MORGAN 1933ff, CLEMENT 1952ff
Fasciolaria: OSBORN 1884ff, MC MURRICH 1886, GLASER 1906ff, BURGER-THORNTON 1935, BACCI 1947, STAIGER 1950
Fusus: *, BOBRETZKY 1877, PORTMANN 1932ff
Mitra: FRANC 1943
Bela: VESTERGAARD 1935
Philbertia: *, LEBOUR 1932/33ff, FRANC 1950, FIORONI 1965
Conus: FRANC 1943, OSTERGAARD 1950, NATARAJAN 1957, KOHN 1961, 1961a

*: Von uns selbst beobachtete Gattungen.

TAB. II.

Übersicht über die Herkunft der von uns beobachteten Laiche.

Art	Ort	Meerteil	Tiefe in m	Substrat
<i>Trophon spec.</i>	Banyuls	au large de Béar	60—80	v.a. Pinnaschalen
„Konkrementveliger“ (diverse Arten)	Banyuls	Herbier zwischen St. Cyprien- und Canet-Plage	10—20	Polinices-Gelege, Sepia-Eier, ins Wasser gefallene Blätter, Plastierteile, Büchsen, etc.
<i>Philbertia purpurea</i>	Banyuls	au large de Béar	60—80	Pinnaschalen
<i>Lacuna pallidula</i>	Roscoff	Strand bei Ebbe	—	v.a. Fucus
<i>Littorina obtusata</i>	Roscoff	Strand bei Ebbe	—	v.a. Fucus
<i>Nassa mutabilis</i>	Banyuls	Herbier zwischen St. Cyprien- und Canet-Plage	10—20	v.a. Posidonia gel. Polinices-Gelege
<i>Nassa reticulata</i>	Banyuls Roscoff	Herbier zwischen St. Cyprien- und Canet-Plage Strand bei Ebbe	10—20	v.a. Posidonia einmal auf Euden- drium v.a. Zostera, auch andere Algen
<i>Fusus spec.</i>	Roscoff	au large de Béar	60—80	v.a. Microcosmus auch: Ascidia mentula Pinnaschalen Schuhsohlen, etc.
<i>Bursa (Ranella) spec.</i>	Roscoff	au large de Béar	60—80	—
<i>Polinices catena</i>	Roscoff	Herbier zwischen St. Cyprien- und Canet-Plage	10—20	im Sand
<i>Polinices (Natica) spec.</i>	Roscoff	Herbier zwischen St. Cyprien- und Canet-Plage	10—20	im Sand
<i>Cassidaria spec.</i>	Roscoff	östlich vom Rech Lacaze	500	—
<i>Cassidaria echinophora</i>	Roscoff	au large de Béar	60—80	—
<i>Murex trunculus</i>	Roscoff	Küste vor Banyuls	ca. bis 10	(Ablage im Aquarium)
<i>Murex brandaris</i>	Roscoff	au large de Béar	60—80	—
<i>Nucella lapillus</i>	Roscoff	Strand bei Ebbe	—	unter Steinen
<i>Ocenebra spec.</i>	Banyuls	au large de Béar	60—80	v.a. Microcosmus auch: Muschelschalen
<i>Pisania maculosa</i>	Banyuls	Anse de Paulilles	bis 2	unter Steinen
<i>Buccinum undatum</i>	Roscoff	Strand bei Ebbe	—	unter Steinen

Da der Schlüpfzustand (S) als Moment, wo die Eihüllen verlassen werden, definiert ist, schlüpft *Patella* im Zweizellstadium und praktisch ihre ganze Entwicklung müsste als Postembryonalentwicklung bezeichnet werden.

Art	Laichform	Eidurchmesser		Schlüpfzustand *	Entwicklungszeit bis (in Std)			Bemerkungen	Autoren
		ohne Chorion (μ)	mit Chorion (μ)		2-Zellstadium	Trochophora	Veliger		
<i>Haliothis tuberculata</i>	Einzeleier		180—200	Trochophora		8	S 9		STEPHENSEN 1924 LEBOUR 1938 CROFTS 1938
<i>Fissurella spec.</i>	Gelege		100	Veliger				Veliger kriechen bereits	BOUTAN 1885
<i>Patella vulgata</i>	Einzeleier	120—150	160	Ei	S 4	20—24	48—72	Entwicklungstemperatur: 12,5° C Das Chorion ist schon nach 25. Min. verschwunden	PATTEN 1886 LEBOUR 1938 DODD 1957
<i>Acmaca rubella</i>	10—50 Eier pro ♀			Kriechstadium				Vivipar	THORSON 1935
<i>Contharidius striatus</i>	Einzeleier	160		Veliger			S 124		LEBOUR 1938
<i>Gibbula maga</i>	Einzeleier	115		Trochophora	0,75	S	18		ROBERT 1902 LEBOUR 1938
<i>Gibbula cineraria</i>	Einzeleier (planktonisch)	144	178	Veliger	1,25	14	S 50—60	Entwicklungstemperatur: 15° C	ROBERT 1902 GERSCH 1936
<i>Gibbula striata</i>	Gelege		167	Kriechstadium					ROBERT 1902
<i>Gibbula tumida</i>	Gelege	140	182	Kriechstadium					LEBOUR 1938 GERSCH 1936
<i>Calliostoma zizyphium</i>	Gelege	218	250—280	Kriechstadium			24	S 181	ROBERT 1902 LEBOUR 1936, 1938 GERSCH 1936
<i>Nerita alticola</i>	Eikapseln			Kriechstadium				mit Nährtiern	ANDREWS 1935
<i>Pila globosa</i>	Einzeleier zu Masse vereinigt			Kriechstadium				S 10—21 Tage !	RANJAH 1942
<i>Neritina fluviatilis</i>	Eikapseln	110—150 (je nach Biotope)		Kriechstadium				S 10 Wochen	CLAPARÈDE 1857 BLOCHMANN 1882 BONDESEN 1940 THORSON 1946
<i>Neritina tessellata</i>	Eikapseln			Veliger			S 3—4 Wochen		BONDESEN 1940

TAB. IV.

Übersicht der Entwicklungsverhältnisse von *Philbertia*-Arten.

Art	Kapsel- durch- messer (in mm)	Eizahl pro Kapsel	Schlüpf zustand	Schalenlänge (in μ)		Autor
				beim Schlüpfen	vor der Meta- morphose	
<i>Philbertia linearis</i>	1,5—2	200—300 60—80 51—80	Veliger	190 240	960	JEFFREYS 1867 LEBOUR 1934 a, 1938 THORSON 1946 FRANC 1946/47
<i>Philbertia gracilis</i>	3—4	50 40—80	Veliger	240—800 (je nach Eizahl pro Kapsel variierend)	1 760	LEBOUR 1932/33, 1934 a, 1938
<i>Philbertia purpurea</i>	4,5—5,0	350—400	Veliger	234	770	FRANC 1950

TAB. V.

Übersicht der Entwicklungsverhältnisse von *Crepidula*-Arten (nach CONKLIN 1897ff, ANKEL 1924, ISHIKI 1936, MORITZ 1939, THORSON 1940ff, COE 1949, KNUDSEN 1950, WERNER 1955).

Bei verschiedenen Arten variiert die Embryozahl pro Kapsel in Abhängigkeit zum Biotop. Von einigen Arten (*glauca*, *onyx*, *walshi*, u.a.) ist gelegentlicher Kannibalismus nachgewiesen. Die Schalenlänge im Schlüpfmoment variiert teilweise beträchtlich (330-360 μ für *Crepidula fornicata*, 2000-4000 μ für *Crepidula williamsi*!).

Art	Eizahl pro Kapsel	Eidurchmesser (in μ)	Schlüpfstadium
<i>Crepidula fornicata</i>	120—250—400	160—180	Veliger
<i>walshi</i>	45—160	—	„
<i>plana</i>	64—180	130—140	„
<i>arenata</i>	25	160	„
<i>lingulata</i>	50—80	150	„
<i>nivea</i>	50—80	130—140	„
<i>onyx</i>	100—200	172	„
<i>Crepidula adunca</i>	15—25	400—420	Kriechstadium
<i>aculeata</i>	8—12	—	„
<i>glauca</i>	8—20	280	„
(<i>convexa</i>)	15—30	500	„
<i>norrisiarum</i>	8—21	450	„
<i>williamsi</i>			„

TAB. VI.

Übersicht der Entwicklungsverhältnisse einiger Littorinacea.

Art	Eizahl pro Kapsel	Eiddurchmesser		Entwicklungszeit (Temperatur in °C)	Schlüpfzustand	Schalenlänge im Schlüpfmoment (in μ)	Bemerkungen	Autoren
<i>Lacuna divaricata</i>		103—120 —128	mit Chloren (in μ) * = Kapseldurchmesser 125—147 ↓ 220—240*	15—25 T	Veliger	200—210		THORSON 1946 MEYER-MÖBIUS 1872
<i>Lacuna cincta</i>		180			Veliger			LEBOUR 1938
<i>Lacuna pallidula</i>	1	254—276	529—571*		Kriechstadium	515—750*	* Je nach Biotop	HERTLING-ANKEL 1925
<i>Littorina australis</i>			80—120	5 T (25°)	Veliger	120		MARCUS-MARCUS 1963
<i>Littorina charruana</i>		75	85—135	10 T (20°)	Veliger	110		MARCUS-MARCUS 1963
<i>Littorina neritoides</i>	Meist 1	90	100—110 ↓ 145		Kriechstadium			LINKE 1935 ff LEBOUR 1938
<i>Littorina littorea</i>	1—3—6	120—130	150 ↓ 220	6—8 T	Veliger	160—190	Mit planktonischen Eiern	DELSMAN 1914 PELSENER 1935 LINKE 1935 LEBOUR 1938 THORSON 1946 FRETTER-GRAHAM 1962
<i>Littorina rudis</i>		200			Kriechstadium		Vivipar	DELSMAN 1914
<i>Littorina saxatilis</i>	1	200—205	420		Kriechstadium	530—595	Vivipar	LINKE 1935 ANKEL 1936 LEBOUR 1938 THORSON 1946
<i>Littorina obtusata</i>	1	200—210	550*	3—4 W (13—14°)	Kriechstadium	450—500		PELSENER 1914 DELSMAN 1914
<i>Littorina littoralis</i>		250			Kriechstadium			HERTLING-ANKEL 1927 LINKE 1935
<i>Cremnoconchus siphudrensis</i>	5	280	374—410		Kriechstadium			LEBOUR 1938
<i>Pomatias elegans</i>	1	110	2 000	Über 3 M	Kriechstadium		Sehr reichliche Eiweiße; Aufnahme; terrestrisch	LINKE 1935 CREEK 1951/52

TAB. VII.

Übersicht der Entwicklungsverhältnisse von Nassa-Arten.

Art	Eizahl pro Kapsel	Eidurch- messer (in μ)	Schlüpf- zustand	Schalen- länge im Schlüpf- moment (in μ)	Autoren
<i>Nassa incrassata</i>	Mehrere	160	Veliger	180—200	LEBOUR 1931 II THORSON 1946
<i>Nassa pygmaea</i>	40—145	140—150	Veliger	200	VESTERGAARD 1935 LEBOUR 1938 THORSON 1946 u.a.
<i>Nassa reticulata</i>	50—293— 352	160	Veliger	236—280— 300—367	PELSENEER 1910 ANKEL 1929 LEBOUR 1931 II THORSON 1946 FRANC 1946/47 *
<i>Nassa obseleto</i>	40—100— 150	160	Veliger	275	SCHELTEMA 1962
<i>Nassa vibex</i>	12—20— 30	—	Veliger	250	SCHELTEMA 1962
<i>Nassa mutabilis</i>	5—16— 21—27	500	Veliconcha	750	BOBRETZKY 1877 HOFFMANN 1902 PELSENEER 1910 ANKEL 1929 *
<i>Nassa suturalis</i>	1	—	Wahrscheinlich Kriechstadium	—	RISBEC 1935

TAB. VIII. Übersicht der Entwicklungsverhältnisse einiger Natriidae

Art	Embryozahl pro Kapsel	Nährer- zahl pro Kapsel	Eidurchmesser (in μ)		Schlüpfzustand	Schalenlänge im Schlüpf- moment (in μ)	Entwicklungs- zeit	Autor
<i>Polinices marochiensis</i>	20—25	—			Veliger			KNUDSEN 1950
<i>Polinices (Euspira) heros</i>	2—27— 125	—	400		Veliger	130—150	1—3 Wochen	GIGLIOLI 1949 ff
<i>Polinices nitida</i>	1	—	460		Veliger	195	3 Wochen	THORSON 1946
<i>Polinices (Neverita) duplicata</i>	1	—			Veliger	180		GIGLIOLI 1955
<i>Polinices poliana (alderi)</i>	1	—	460	240—320	Veliger			LEBOUR 1936 ff
<i>Polinices triseriata</i>	1 (gel. 2—3)	—		350	Veliger Kriechstadium	500 800—1 000	5 Wochen 7 Wochen	STINSON 1946 GIGLIOLI 1955
<i>Polinices pallida</i>	1 2	—		2 250	Kriechstadium Veliger	1 700		LEBOUR 1938 THORSON 1946
<i>Polinices (Neverita) ampla (didyma)</i>	1	—			Kriechstadium	600—700		THORSON 1946
<i>Polinices (Amaurop- sis) islandica</i>	1	—		1 500—1 750	Kriechstadium			THORSON 1935
<i>Polinices groenlandica</i>	1	—		2 250	Kriechstadium			THORSON 1935
<i>Polinices catena</i>	1—2— 5—19	31—86— 184	460		Kriechstadium	400—575— 900—1 075	2 Monate	* ANKEL 1930 b LEBOUR 1936 ff THORSON 1936 ff GIGLIOLI 1955
					Veliger?			

Je nach Biotop, bzw. Embryozahl pro Kapsel können einzelne Arten als Veliger oder im Kriechstadium schlüpfen. Von weiteren Arten schlüpfen *Natica pulchella* (HERTLING 1932) und *Euspira lewisii* (GIGLIOLI 1955) als Veliger, *Natica rubromaculata* (KNUDSEN 1950), *Natica rufa* (THORSON 1940) und *Polinices josephina* (GIGLIOLI 1955) im Kriechstadium.

TAB. IX.

Übersicht der Entwicklungsverhältnisse von Neritina-Arten (nach CLAPARÈDE 1857, BLOCHMANN 1882, ANDREWS 1935 und BONDESEN 1940).

Art	Eizahl pro Kapsel	davon werden zu Embryonen	Schlüpfstadium	Vorkommen und Biotop
<i>Neritina (Theodoxus) fluviatilis</i>	4—165	1, selten 2—3	Kriechstadium	Europa; Süß- und Brackwasser
<i>Neritina alticola</i>	60	1	Kriechstadium	Jamaica; Meerwasser
<i>Neritina reclinata</i>	60—80	40 (→ w. Kannibalismus)	Kriechstadium	Florida; Süßwasser
<i>Neritina virginea</i>	30—50— 200	Alle	Veliger	Martinique; Süßwasser
<i>Neritina listeri</i>	50	Alle	Veliger	Martinique; Süßwasser
<i>Neritina tessellata</i>	40	Alle	Veliger	Jamaica; Meerwasser

TAB. X.

Die wichtigsten Unterschiede in der Embryologie der von uns untersuchten Cassidaria-Arten.

	<i>Cassidaria spec.</i>	<i>Cassidaria echinophora</i>
Meerestiefe der Gelegefunde	500 m	60—80 m
Embryozahl pro Kapsel	4—8—16—24	7—10—20—23
Nähreierzahl pro Kapsel	130—160	155—193
Kapselmasse (Mittelwert) l	6,0 mm	4,3 mm
„ „ br	5,4 mm	3,9 mm
„ „ h	4,5 mm	5,4 mm
Praeformierte Schlüpföffnung . . .	Vorhanden	Fehlend
Durchmesser der Nähreier	275—375 μ	263—275 μ
Nähreierfurchung	—	+
Nähreieraufnahme	Durch Drehen	Durch Verschlingen
Dauer	Lange und kontinuierlich	Beschränkt
Velum	Gross	Klein
Macromeren	In den Darmverband eingliedert, sich sekundär weiterteilend. Plasmareich, dotterarm	4D-Macromere besonders gross
Einfluss der Nähreieraufnahme auf die Entwicklung	Sehr geringe Retardation	Retardation
Schlüpfzustand	Weit entwickelte Mitteldarmdrüse mit Divertikelbildung	Mitteldarmdrüse noch in Form eines einheitlichen Sackes
Schalenlänge im Schlüpfzustand . .	1275—1614—1900 μ	800—1250—1425 μ

TAB. XI.
Übersicht der Entwicklungsverhältnisse von Murex-Arten.

Art	Eizahl pro Kapsel	Embryo- zahl pro Kapsel	Nährer	Nährer- zahl pro Embryo	Eidurch- messer (in μ)	Schlüpf- zustand	Autor
<i>Murex trunculus</i>	109—168— 196	6—8	+	24	240—330	Kriechstadium	*
<i>Murex quadrifrons</i>	503—652	2—9	+	22—72— 282	200	Kriechstadium	KNUDSEN 1950
<i>Murex senegalensis</i>	750—2320	25—58	+	30—40	200	Kriechstadium	KNUDSEN 1950
<i>Murex fasciatus</i>		3—6	?			Kriechstadium	KNUDSEN 1950
<i>Murex blainvilliei</i>		ca. 10	—			Kriechstadium	FRANC 1946/47
<i>Murex turbinatus</i>		55—110	—		150—170	Veliger	THORSON 1940
<i>Murex erinaceus</i>			—			?	RISBEC 1937

TAB. XII.

Übersicht der Entwicklungsverhältnisse von *Nucella* (*Purpura*)-Arten.

Art	Eizahl pro Kapsel	Eidurchmesser (ohne Chorion; in μ)	Nähreier	Schüpfzustand	Entwicklungszeit
<i>Nucella (Purpura) lapillus</i>	400—600—1000	—	+ gelegentlich auch Kannibalismus	Kriechstadium	4 Monate
<i>Nucella floridana</i>		96	+ gelegentlich auch Kannibalismus	Kriechstadium	
<i>Nucella haemastoma</i>	1500—2000	100—130	—	Veliger	ca. 1 Monat
<i>Nucella sertata</i>				Veliger	

TAB. XIII.

Übersicht des Vorkommens von Hermaphroditismus bei Prosobranchiern.

ARCHAEO-GASTROPODA:	<i>Patella</i> (?) <i>Acmaea fragilis</i> „ <i>rubella</i>	ORTON 1929, SMITH 1935 WILLCOX 1898 THORSON 1935
MESO-GASTROPODA:	<i>Valvata</i> <i>Homalogyra</i> <i>Rissoella</i> <i>Veloplacenta</i> (?) <i>Cerithiopsis</i> <i>Stylifer</i> <i>Pelseneeria</i> <i>Gasterosiphon</i> <i>Entoconcha</i> Alle Pyramidellidae (?) <i>Capulus hungaricus</i> Alle Calyptraeidae <i>Crucibulum scutellatum</i> <i>Velutina</i> <i>Onchidiopsis</i> <i>Marsenina</i>	FRETTER-GRAHAM 1962 „ „ „ „ HUBENDICK 1952 FRETTER-GRAHAM 1962 FRANC 1943 „ „ „ „ „ „ FRETTER-GRAHAM 1962 GIESE 1915 KNUDSEN 1950 u.a. THORSON 1940 FRETTER-GRAHAM 1962 FRANC 1943 „ „

TAB. XIV.

Beispiele von der Variabilität der Kapselgrösse bei einigen Prosobranchier-Arten.

Art	Mass-Strecke	Länge (mm)		Breite (mm)		Zahl der Messungen
		Minimum	Maximum	Minimum	Maximum	
<i>Trophon spec.</i>	Kapselraum	7,4	9,9	6,9	8,5	12
<i>Philbertia purpurea</i>	Kapselraum	4,2	4,6	3,4	3,8	5
<i>Nassa reticulata</i>	Kapsel	5,0	5,4	4,4	4,7	7
<i>Fusus spec.</i>	Kapselraum	3,3	6,5	3,1	5,5	17
<i>Ocinebra spec.</i>	Kapsel	5,0	9,2	4,1	7,0	29
<i>Pisania maculosa</i>	Kapsel	3,0	4,0	3,2	3,7	15

TAB. XV.

Übersicht der wichtigsten Arbeiten über Gastropodengelege.

a) <i>Allgemeine Arbeiten:</i>	ANKEL 1928 ff, FRETTER-GRAHAM 1962, KORSCHOLT-HEIDER 1936, LAMY 1928, LEBOUR 1931 ff, NEKRASSOW 1928, LO BIANCO 1888 ff, PELSENEER 1935, RISBEC 1921 ff, THORSON 1935 ff.
b) <i>Kapselbildung:</i>	ANKEL 1928 ff, CUNNINGHAM 1899, DULZETTO 1946 ff, DULZETTO-LABRUTO 1950, PELSENEER 1910 ff, SCHÄFER 1955.
c) <i>Spezielle Arbeiten:</i>	AMIO 1955 ff, ANDREWS 1935, BACCI 1947, DIMON 1905, FISCHER-RAFFY 1933, FRAENKEL 1927, GIGLIOLI 1949 ff, HABE 1960, HANCOCK 1956, HERTLING 1928 ff, HIRASE 1928, KNUDSEN 1950, KOHN 1961, 1961 a, KOSTITZINE 1940, LINKE 1933, LINDSTRÖM 1855, LUND 1834, MARCUS-MARCUS 1959, MOHR 1933, MOQUIN-TANDON 1852, NATARAYON 1957, PETIT-RISBEC 1929, ROBERTSON 1963, ROGER 1934.

TAB. XVI.

Übersicht des Vorkommens der Viviparität bei Prosobranchiern.

ARCHAEO- GASTROPODA	<i>Acmaea rubella</i>	THORSON 1935
MESO- GASTROPODA	<i>Viviparus (Paludina)</i>	OTTO-TÖNNIGES 1906
	<i>viviparus</i>	CRABB 1929
	<i>Viviparus (Paludina)</i>	
	<i>georgianus</i>	GOODRICH 1942 a
	<i>Campeloma decisum</i>	ANKEL 1936
	<i>Littorina rudis</i>	PELSENEER 1910
	„ <i>saxatilis</i>	LINKE 1935
		THORSON 1946
		SESHAPPA 1947
	<i>Cremnoconchus syhadrensis</i>	LINKE 1935
	<i>Hydrobia jenkinsi</i>	LINKE 1935
	„ <i>ulvae</i>	HENKING 1894
	Diverse <i>Melanidae</i>	ANKEL 1936
		RAMAMOORTHY 1950
	<i>Planaxis sulcatus</i>	THORSON 1940 u.a.
	„ <i>nucleus</i>	THORSON 1940 u.a.
	<i>Veloplacenta</i>	HUBENDICK 1952
	<i>Janthina janthina</i>	FRETTER-GRAHAM 1962
STENOGLLOSSA	<i>Entoconcha</i>	ANKEL 1936
	<i>Enteroxenos</i>	ANKEL 1936
	<i>Cymba</i>	FRANC 1943

TAB. XVII.

Die Zahl der Eier pro Kapsel bei verschiedenen Prosobranchiern.

Arten mit Nähreiern sind hervorgehoben.

<i>Haliotis tuberculata</i>	1	<i>Bittium reticulatum</i>	580—750
<i>Patella spec.</i>	1	<i>Cerithiopsis barleei</i>	200
<i>Acmaea spec.</i>	1	<i>Janthina umbilicata</i>	70—100
<i>Gibbula spec.</i>	1	<i>affinis</i>	4000
<i>Nerita alticola</i>	60	<i>communis</i>	6000—7000
<i>senegalensis</i>	149—175	<i>Pelseneeria styliifera</i>	60—4000
<i>peloronta</i>	190	<i>Brachystomia rissoides</i>	47—500
<i>Pila globosa</i>	1	<i>Eulimella nitidissima</i>	6—7
<i>Neritina fluviatilis</i>	4—165	<i>Amalthea lissa</i>	50—60
<i>meleagris</i>	16—20	<i>Trichotropis borealis</i>	5—13
<i>virginea</i>	30—200	<i>conica</i>	12—19
<i>tesselata</i>	40	<i>Capulus hungaricus</i>	200
<i>listeri</i>	50	<i>Calyptrea chinensis</i>	12—25
<i>reclivata</i>	60—80	<i>Crucibulum scutellatum</i>	7—19
<i>Neritilia succinea</i>	1	<i>spinosum</i>	30—150
<i>Paludina georgianus</i>	88	<i>Crepidula aculeata</i>	8—12
<i>Valvata piscinalis</i>	9—60	<i>glaucia</i>	8—26
<i>Lacuna pallida</i>	60—150	<i>williamsi</i>	8—21
<i>divaricata</i>	1	<i>adunca</i>	15—25
<i>cincta</i>	1	<i>norrisiarum</i>	15—30
<i>Littorina neritoides</i>	1	<i>arenata</i>	25
<i>littorea</i>	1—3—9	<i>nivea</i>	50—80
<i>obtusata</i>	1	<i>lingulata</i>	50—80
<i>Pomatias elegans</i>	1	<i>walshi</i>	45—160
<i>Hydrobia ventrosa</i>	3—25	<i>plana</i>	80—180
<i>ulvae</i>	1	<i>onyx</i>	100—200
<i>Bithynia tentaculata</i>	1	<i>fornicata</i>	120—400
<i>Cingula semicostata</i>	1	<i>Aporrhais pes pelecani</i>	1—3
<i>semistriata</i>	12—22	<i>Amauropsis islandica</i>	1
<i>Alvania punctura</i>	12—14	<i>Polinices duplicata</i>	1
<i>Rissoa inconspicua</i>	6—9	<i>lewisi</i>	1
<i>parva</i>	6—50	<i>triseriata</i>	1 (—2—3)
<i>sarsii</i>	10—14	<i>heros</i>	2—125
<i>membranacea</i>	40—60	<i>catena</i>	12—50
<i>guerini</i>	80—100	<i>Natica groenlandica</i>	1
<i>Skeneopsis planorbis</i>	1 (—2)	<i>rubromaculata</i>	1
<i>Omalogyra atomus</i>	1 (—2)	<i>islandica</i>	1
<i>Homalogyra fischeriana</i>	1	<i>poliana</i>	1
<i>Rissoella opalina</i>	1 (—2)	<i>didymis</i>	1
<i>diaphora</i>	1—2	<i>pallida</i>	1 (—2)
<i>Turitella communis</i>	6—20	<i>marochiensis</i>	20—25
<i>Caecum glabrum</i>	1	<i>Lunatia nitida</i>	1
		<i>montagu</i>	1
		<i>Velutina undata</i>	6—7

<i>Trivia europaea</i>	800	<i>obsoleta</i>	33—86
<i>Cassidaria spec.</i>	130—160	<i>pygmaea</i>	40—50
<i>echinophora</i>	155—300	<i>reticulata</i>	50—100
<i>Dolium galea</i>	20—40	<i>Fasciolaria tulipa</i>	600—2300
<i>maculatum</i>	91—101	<i>Fusus spec.</i>	3—21
<i>costatum</i>	110	<i>Olivella spec.</i>	1
<i>Bursa spinosa</i>	45—69	<i>Marginella cornea</i>	1
<i>Murex blainvillei</i>	10	<i>Bela simplex</i>	2—7
<i>turbinatus</i>	55—110	<i>nobilis</i>	3—7
<i>trunculus</i>	109—196	<i>bicarinata</i>	3—11
<i>quadrifrons</i>	503—652	<i>pyramidalis</i>	4—20
<i>Trophon muricatus</i>	5—8	<i>exarata</i>	5—21
<i>truncatus</i>	6—11	<i>trevelyana</i>	25—31
<i>clathratus</i>	9—18	<i>turicola</i>	100—150
<i>Thais hippocastaneum</i>	90—165	<i>Raphitoma amoena</i>	2
<i>carinifera</i>	95—280	<i>Mangelia nebula</i>	60
<i>coronata</i>	300—400	<i>Philbertia gracilis</i>	40—80
<i>Nucella lapillus</i>	400—1000	<i>linearis</i>	51—300
<i>haemastoma</i>	1500—2000	<i>purpurea</i>	350—400
<i>Urosalpinx cinerea</i>	6—35	<i>Conus abbreviatus</i>	1300
<i>Ocenebra erinacea</i>	12—20	<i>araneosus</i>	164
<i>spec.</i>	167—632	<i>arenatus</i>	3500
<i>Columbella scripta</i>	2—7	<i>catus</i>	1650
<i>blanda</i>	20	<i>coronatus</i>	1300
<i>rustica</i>	40—95	<i>ebraeus</i>	2000
<i>Volutopsis norwegicus</i>	100 000	<i>figulinus</i>	7000
<i>Sipho curtus</i>	780—850	<i>geographus</i>	16 100
<i>islandicus</i>	6750—7350	<i>glans</i>	48
<i>Neptunea antiqua</i>	5000—10 000	<i>imperialis</i>	3300—5900
<i>Pyrolofusus deformis</i>	3	<i>leopardus</i>	2950—11 800
<i>Pisania d'orbignyi</i>	40—300	<i>lividus</i>	2800
<i>maculosa</i>	400—729	<i>mediterraneus</i>	4—21
<i>Buccinum undatum</i>	500—2000	<i>mercator</i>	14—59
<i>Fulgur carica</i>	12—14	<i>miliaris</i>	1000
<i>Nassa suturalis</i>	1	<i>moreleti</i>	2400
<i>mutabilis</i>	5—27	<i>pennaceus</i>	80—569
		<i>planiliratus</i>	50—75
		<i>quercinus</i>	9700
		<i>rattus</i>	2000—5000
		<i>tessellatus</i>	209—320
		<i>textile</i>	1300
		<i>carius</i>	2000
		<i>cerillum</i>	43 500
		<i>virgo</i>	10 700

TAB. XVIII.

Übersicht über den Eidurchmesser (in μ) bei Prosobranchiern.

In Klammern ist der Schlüpfzustand (Veliger (V), Veliconcha (Ve), Kriechstadium (K)) beigefügt. Arten mit Nöhreien sind hervorgehoben.

60	<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (V), <i>Alvania punctura</i> ; — bis 65: <i>Bittium reticulatum</i> (V)
75	<i>Atlanta peronii</i> (V), <i>Oxygyrus keraudreni</i> (V), <i>Littorina charruana</i>
80	<i>Rissoa inconspicua</i> (V), <i>Carinaria mediterranea</i> (V), <i>Cerithium atratum</i> (V); — bis 90: <i>Littorina neritoides</i>
90	<i>Rissoa sarsii</i> (V), <i>parva</i> (V), <i>guerini</i> (V), <i>Skeneopsis planorbis</i> (K), <i>Homalogyra fischeriana</i> (K ?)
100	<i>Turritella communis</i> (V, K), <i>Balcis alba</i> (V), <i>Eulimella nitidissima</i> (V), <i>Polinices heros</i> (V); — bis 115: <i>Pelseneeria styliifera</i> (V)
103	— bis 128: <i>Lacuna divaricata</i> (V)
110	bis 150: <i>Neritina fluviatilis</i> (K)
115	bis 120: <i>Gibbula magus</i> (T); — bis 144: <i>Gibbula cineraria</i> (V).
120	<i>Homalogyra atomus</i> (K), <i>Aporrhais pes pelecani</i> (V); — bis 130: <i>Purpura haemastoma</i> (V); — bis 160: <i>Patella vulgata</i> (T); — bis 205: <i>Littorina littorea</i> (V)
122	<i>Pterotrachea friederici</i> (V), <i>mutica</i> (V)
125	<i>Thais coronata</i> (V ?); — bis 175: <i>Conus rattus</i> (V)
130	<i>Rissaoa membranacea</i> (V); — bis 140: <i>Crepidula plana</i> (V), <i>nivea</i> (V), <i>Simnia patula</i> (V); — bis 200: <i>Haliotis tuberculata</i> (T)
135	<i>Patella coerulea</i> (T), <i>Pterotrachea coronata</i> (V)
140	<i>Gibbula tumida</i> (K), <i>Pomatias elegans</i> (K), <i>Conus lividus</i> (V), <i>vexillum</i> (V)
150	<i>Crepidula lingulata</i> (V); — bis 170: <i>Murex turbinatus</i> (V)
160	<i>Cantharidus exasperatus</i> (K), <i>striatus</i> (V, K), <i>Cingula fulgida</i> (K), <i>Odostomia eulimoides</i> (V), <i>Crepidula arenata</i> (V), <i>Lunatia nitida</i> (V), <i>Natica poliana</i> (V), <i>Nassa reticulata</i> (V), <i>incrassata</i> (V); <i>Conus miliaris</i> (V), <i>varius</i> (V); — bis 180: <i>Columbella blanda</i> (K); bis 190: <i>Polinices catena</i> (K)
165	<i>Conus coronatus</i> (V); bis 180: <i>Crepidula fornicata</i> (V)
167	<i>Cantharidus exasperatus</i>
170	bis 190: <i>Crucibulum spinosum</i> (V); — bis 225: <i>Pisania maculosa</i> (K)
172	<i>Crepidula onyx</i> (V)
175	bis 200: <i>Bursa spec.</i> (V ?)
180	<i>Lacuna cincta</i> (V)
182	<i>Monodonta lineata</i> (T)
195	<i>Conus virgo</i>
200	<i>Acmaea testudinalis</i> , <i>Capulus hungaricus</i> (V), <i>Onoba striata</i> (K), <i>Nerita alticola</i> (K), <i>Murex quadrifrons</i> (K), <i>senegalensis</i> (K), <i>Conus abbreviatus</i> (V), <i>figulinus</i> (V); — bis 205: <i>Littorina saxatilis</i> (K); — bis 210: <i>Sipho islandicus</i> (K); — bis 220: <i>Volutopsis norvegica</i> (K), <i>Chrysodomus ossianus</i> (K); — bis 450: <i>Buccinum undatum</i> (K)
215	<i>Conus quercinus</i> (V)
218	<i>Calliostoma zizyphinum</i> (K)
220	<i>Conus catus</i> (V), <i>leopardus</i> (V)
225	<i>Conus vitulinus</i> (V), <i>imperialis</i> ; — bis 250: <i>Ocenebra spec.</i> (K)
230	<i>Conus textile</i> (V); — bis 260: <i>Pisania d'orbignyi</i> (K); — bis 300: <i>Drillia crenularis</i> (V)
240	bis 330: <i>Murex brandaris</i> (K)
250	<i>Conus tessellatus</i> (V); <i>Fasciolaria tulipa</i> (K)
254	bis 276: <i>Lacuna pallida</i> (K)
260	bis 280: <i>Cassidaria echinophora</i> (K)

275	bis 375: <i>Cassidaria spec.</i> (K)
280	<i>Crepidula glauca</i> (K)
300	<i>Neptunea antiqua</i> (K)
320	<i>Helcion pellucidum</i> (V)
390	bis 450: <i>Ocenebra aciculata</i> (K)
400	bis 420: <i>Crepidula adunca</i> (K)
440	<i>Conus glans</i> (VC); bis 650: <i>Fusus spec.</i> (K)
450	<i>Crepidula williamsi</i> (K)
460	<i>Conus pennaceus</i> (VC)
490	<i>Conus araneosus</i> (VC)
500	<i>Nassa mutabilis</i> (VC), <i>Cancellaria spec.</i> (K), <i>Crepidula norrisiarum</i> (K), <i>Columbella scripta</i> ; — bis 650: <i>Conus planiliratus</i> (V)
530	bis 570: <i>Conus mediterraneus</i> (K)
750	<i>Clavatula diadema</i> (K)
1000	<i>Sycotypus canaliculatus</i> (K)
1500	<i>Amauropsis islandica</i> (K)
1700	<i>Fulgur carica</i> (K)

TAB. XIX.

Der Eidurchmesser (in μ) einiger Opisthobranchier (nach FOL 1875, HEYMONS 1893, VAYSSIÈRE 1900, BABA 1936ff, RASMUSSEN 1951, THOMPSON 1958, BABA-HAMATANI 1959 und HAMATANI 1960ff). Bei einigen Arten sind in Klammern die Masse des Totaleies beigelegt.

Man beachte, dass die Pteropoden, welche nach FOL zwischen Holo- und Meroblastie stehen sollen, und die morphologisch evoluierte Gruppe der Doridier nicht besonders dotterreiche Eier aufweisen.

60	<i>Petalifera punctulata</i> (150—190), <i>Hermæa dendritica</i> (115)
62	<i>Alderia modesta</i> (110—200)
65	<i>Stiliger berghi</i> (100—130)
67	<i>Doriopsis viridis</i> (80—110)
70	bis 90: <i>Polycera quadrilineata</i> (100—110)
80	<i>Homoiodoris japonica</i> (190—300), <i>Doto japonica</i> (90—100); — bis 90: <i>Jorunna tomentosa</i> (140—200); — bis 100: <i>Onchiodoris muricata</i> (110—130), <i>Onchiodoris fusca</i> (140—170)
83	bis 86: <i>Philine japonica</i> (130—200)
85	<i>Doridium giglioli</i> (150), <i>Decorifer matushimana</i> (150—290)
90	<i>Eubranchius misakiensis</i> (115—160); — bis 100: <i>Goniiodoris nodosa</i> (140—200); — bis 110: <i>Catriona ornata</i> (140—180)
95	<i>Umbrella mediterranea</i>
100	<i>Doriopsis aurantiaca</i> (140); — bis 140: <i>Runcina coronata</i>
110	<i>Halgerda rubicunda</i> (130), <i>Catriona pinnifera</i> (160—180)
119	<i>Goniiodoris sugashimae</i> (145—155)
140	<i>Clio aurantiaca</i> (300)
160	bis 165: <i>Archiodoris tuberculata</i> (240—270)
170	bis 200: <i>Adalaria proxima</i>
190	<i>Cleodora lanceolata</i> (200)
200	<i>Bulla hydatis</i> ; — bis 240: <i>Hyalæa labiata</i>
230	<i>Okadaja elegans</i>
240	bis 260: <i>Runcina setoensis</i> (350)

TAB. XX.

Der Durchmesser des Totaleies bei einigen Pulmonaten.

75—110 μ :	<i>Detracia parana</i>	(MARCUS-MARCUS 1963)
92—130 μ :	<i>Melampus coffeus</i>	(MARCUS-MARCUS 1963)
330—480—		
500 μ :	<i>Ellobium pellucens</i>	(MARCUS-MARCUS 1963)
500—560 μ :	<i>Blauneria heteroclita</i>	(MARCUS-MARCUS 1963)
500—600 μ :	<i>Ovatella myosotis</i>	(MEYER 1955)
500—960 μ :	<i>Physa gyrina</i>	(DE WITT 1954)
560—1000 μ :	<i>Physa fontinalis</i>	(WIERZEJSKI 1905, BOETTGER 1944, BLOCH 1938)
1000—1500 μ :	<i>Limnaea stagnalis</i>	(BLOCH 1938)
1200—1400 μ :	<i>Ancylus fluviatilis</i>	(BONDESEN 1950)
1350—1600 μ :	<i>Myxas glutinosa</i>	(BONDESEN 1950)
1500 μ :	<i>Planorbis corneus</i>	(BLOCH 1938)
1500—2000 μ :	<i>Agriolimax agrestis</i>	(CARRICK 1938)
6000 μ :	<i>Helix pomatias</i>	(KORSCHOLT-HEIDER 1936)

TAB. XXI.

Der Durchmesser der Eizelle bei einigen Pulmonaten.

67 μ :	<i>Amphibola crenata</i>	(FARNIE 1924)
67—74 μ :	<i>Detracia parana</i>	(MARCUS-MARCUS 1963)
80 bis 90 μ :	<i>Melampus coffeus</i>	(MARCUS-MARCUS 1963)
80 bis 130 μ :	<i>Physa fontinalis</i>	(WIERZEJSKI 1905, BLOCH 1938)
100 bis 110 μ :	<i>Blauneria heteroclita</i>	(MARCUS-MARCUS 1963)
120 μ :	<i>Limnaea stagnalis</i>	(BLOCH 1938)
130 bis 150 μ :	<i>Physa gyrina</i>	(DE WITT 1954)
150 μ :	<i>Planorbis corneus</i>	(BLOCH 1938)
190—270 μ :	<i>Ellobium pellucens</i>	(MARCUS-MARCUS 1963)

TAB. XXII.

Übersicht über die Grösse der Eizelle bei den verschiedenen Prosobranchier-Ordnungen.

Die punkto Nöhreier umstrittene *Fulgur* wird dabei zu den nöhreierlosen Formen gerechnet.

	Eidurchmesser (in μ)		
	Archaeo- gastropoda	Meso- gastropoda	Stenoglossa
Arten ohne Nöhreier:			
Minimum	118	60	123
Maximum	320	1500	1700
Durchschnitt	172	186	487
Zahl der untersuchten Arten .	13	48	17
Arten mit Nöhreiern:			
Minimum	130	130	197
Maximum	200	325	325
Durchschnitt	165	217	217
Zahl der untersuchten Arten .	2	5	14

TAB. XXIII.

Übersicht der für das Veligerstadium signifikanten Organe, gegliedert nach festen und variablen Merkmalen.

* transitorisches Larvalorgan; (*): bei einigen Arten transitorisch

Feste Merkmale	Zur Variabilität
<i>Kopffuss:</i>	
* Velum mit vakuolösen Velarrandzellen	
Futterrinne	
Muskelfasern	+
Septum	+
Blutsinus	+
Kopf mit Augen und Tentakeln	Augen + Tentakel können fehlen; gelegentlich nur einseitig ausgebildet
* Kopfblase	+
* Larvalherz	Selten fehlend
* Larvalnieren	" "
Fuss mit Propodium	Oft erst postembryonal ausgebildet
Metapodium	
Statocysten	
(*) Operculum	
Blutsinus	+
* Hautvakuolenzellen auf Kopfblase, Fuss und Mantelrand	Bei den einzelnen Arten in sehr unterschiedlicher Anordnung und Grösse
<i>Eingeweidesack und Darmtrakt:</i>	
(*) Schale (Protoconch) mit Musculus columellaris	In Grösse variierend; gelegentlich Echinospira
Mantelhöhle	In Grösse stark variierend
Oesophag mit Radulatasche und Cilien	Radulatasche kann fehlen
Mitteldarm mit Magen	
Mitteldarmdrüse (mit Vakuolenzellen)	Mit sehr unterschiedlicher Eiweiss- und Dotterfüllung
* Macromere(n)	1 bis 4; teilweise früh durch weitere Teilungen die entodermale Darmwand bildend
Enddarm mit Cilien	Gelegentlich blasig erweitert
	Zusätzlich können bereits <i>Anlagen adulter Organe</i> (v.a. Herz, Niere und Pallialorgane) auftreten

TAB. XXIV. Übersicht über die Schlüpfstadien der wichtigsten in dieser Arbeit genauer dargestellten Arten.

Art	Schlüpfstadium	Velum	Larvalherz	Larvalniere	Eiweissreserven	Dotterreserven	Anlagen adultler Organe	Schalenlänge (in μ)	Bemerkungen
<i>Patella vulgata</i>	2-Zellstadium								Prakt. die ganze Entwicklung im freien Meerwasser. Entwicklung von Haliotis ist ähnlich
<i>Fissurella spec.</i>	Kriechstadium	in Reduktion					Kiemens noch fehlend		
<i>Trophon spec.</i>	Veliger	+	+	+	gering	+	Niere, Herz, Pallialorgane	400—440	Noch grosse Kopfblase mit Nackenzellen. Entwicklung der anderen „Konkrementveliger“ ist ähnlich
<i>Philbertia purpurea</i>	Veliger	+	+	+	—	+	Niere, Herz	181—247	Radulatasche noch fehlend
<i>Crepidula fornicata</i>	Veliger	+	+	—	?	—	Niere, Herz, Pallialorgane		Mit Kristallstielsack, 'Torsion beendet
<i>Crepidula adunca</i>	Kriechstadium	—	—	—	?	?	Alle		Schlüpft mit Penis
<i>Littorina obtusata</i>	Kriechstadium	stark reduziert	—	—	+	—	Niere, Herz		Tiere fressen sofort
<i>Nassa mutabilis</i>	Veliconcha	+	—	stark reduziert	—	+	Niere, Herz, Pallialorgane	750	
<i>Nassa reticulata</i>	Veliger	+	+	+	+	+	Niere, z.T. 1. Anlagen der Pallialorgane	236—367	Torsion noch nicht beendet
<i>Polinices catena</i>	Kriechstadium	— z.T. noch Reste	—	—	—	+	Niere, Herz, Pallialorgane	575—1075	Grosse individuelle Unterschiede
<i>Polinices (Natica spec.)</i>	Veliconcha-Kriechstadium	stark reduziert	rudimentär	—	gering	+	Niere, Herz, Pallialorgane	750—1025	Grosse individuelle Unterschiede
<i>Cassidaria spec.</i>	Kriechstadium	—	—	—	—	+	Niere, Herz, Pallialorgane	1275—1900	
<i>Cassidaria echinophora</i>	Kriechstadium	—	—	—	—	+	Niere, Herz, Pallialorgane	800—1425	
<i>Ocenebra spec.</i>	Kriechstadium	—	—	—	—	+	Niere, Herz, Pallialorgane	775—2075	Noch grosser Dottervorrat
<i>Nucella lapillus</i>	Kriechstadium	—	—	—	—	+	Niere, Herz, Pallialorgane		
<i>Fusus spec.</i>	Kriechstadium	—	—	—	+	+	Niere, Herz, Pallialorgane	1125—1625	Sehr reiche Eiweissreserven
<i>Pisania maculosa</i>	Kriechstadium	— Gelegentlich kleiner Velumrest	—	—	—	+	Niere, Herz, Pallialorgane	675—1800	

TAB. XXV.

Übersicht des Vorkommens von Kopfblase, Fussblase und Larvalherz bei Gastropoden.

	Kopfblase	Fussblase	Larvalherz
Prosobranchia	+	— stark blasiger Fuss bei <i>Ocenebra</i> und <i>Pisania</i>	+ fehlt bei <i>Patella</i> <i>Pomatias</i> , <i>Vermetus</i> u.a.
Opisthobranchia	—	—	+ (klein bleibend)
Pulmonata: Basommatophora	+	—	+
Stylommatophora	+	+ fehlt bei <i>Succinea</i> <i>Vaginulus</i> , <i>Onchi-</i> <i>della</i> u a.	+

TAB. XXVI.

Die wichtigsten Nachweise des Larvalherzens bei Prosobranchiern.

<i>Pila globosa</i>	RANJAH 1942
<i>Ampullaria spec.</i>	SEMPER 1862, SCOTT 1934
<i>Lacuna spec.</i>	PELSENEER 1910
<i>Littorina rudis</i>	„
<i>Bithynia tentaculata</i>	SARASIN 1883, VON ERLANGER 1891b ff
<i>Vermetus spec.</i>	SALENSKY 1885
<i>Calyptraea sinensis</i>	SALENSKY 1872
<i>Crepidula fornicata</i>	WERNER 1955
<i>adunca</i>	MORITZ 1935
<i>Polinices catena</i>	*
<i>Natica spec.</i>	BOBRETZKY 1877
<i>pulchella</i>	HERTLING 1932
<i>Cassidaria spec.</i>	*
<i>echinophora</i>	*
<i>Murex brandaris</i>	*
<i>Trophon spec.</i>	*
<i>Nucella lapillus</i>	PELSENEER 1910, PORTMANN 1925, u.a.,*
<i>hæmastoma</i>	FRANC 1943
<i>Ocenebra spec.</i>	*
<i>aciculata</i>	FRANC 1943
<i>Columbella rustica</i>	„
<i>Pisania maculosa</i>	„
<i>Buccinum undatum</i>	PORTMANN 1925 u.a., *
<i>Fulgur carica</i>	CONKLIN 1907, RAVEN 1958
<i>Nassa reticulata</i>	PELSENEER 1910,*
<i>mutabilis</i>	BOBRETZKY 1877*
<i>Fusus spec.</i>	BOBRETZKY 1877, PORTMANN 1955,*
<i>Olivella spec.</i>	MARCUS 1959
<i>Mitra ebenus</i>	FRANC 1943
<i>Philbertia purpurea</i>	*
<i>Conus mediterraneus</i>	FRANC 1943

TAB. XXVII.

Übersicht der Dauer eines Larvalherzschlages bei Prosobranchiern.

*: eigene Befunde. Bei Pulmonaten dauern die Schläge zwischen 1,5 bis 2,5 Sekunden.

Art.	Larvalherzpuls Durchschnitt	Sek. pro Schlag Extremwerte	Autor
<i>Littorina rudis</i>	0,95		PELSENEER 1911
<i>Calyptraea sinensis</i>	1,0		SALENSKY 1872
<i>Crepidula fornicata</i> :			
vor Schlüpfen	0,49	0,4—0,58	WERNER 1955
nach Schlüpfen	1,0		
<i>Polinices catena</i>	0,65	0,56—0,72	*
<i>Cassidaria spec.</i> :			
bei Nähreierdreh.	1,5	1,2—2,6	*
ohne Nähreierdreh.	0,7	0,5—1,1	*
<i>Cassidaria</i>			
<i>echinophora</i>	0,78	0,55—1,08	*
<i>Nucella lapillus</i>	0,85	0,66—1,03	KOREN-DANIELSSEN 1851, PELSENEER 1911
<i>Ocenebra spec.</i> :			
junger Veliger	0,67	0,58—0,76	*
alter Veliger	0,43	0,40—0,50	*
<i>Columbella rustica</i>	0,92		FRANC 1943
<i>Pisania maculosa</i> :			
nach Nähreier- aufnahme	2,3	2,1—2,5	*
<i>Mitra ebenus</i>	0,7		FRANC 1943
<i>Conus mediterraneus</i>	1,07	1,0—1,13	"

TAB. XXVIII.

Arten mit einer Echinospira-Schale.

Unter den Cypraeidae besitzt z. B. *Simnia patula* keine Echinospira.

1. Lamellaridae:	<i>Lamellaria</i> -Arten	LEBOUR 1935 ff
	<i>Velutina velutina</i>	" "
2. Cypraeidae:	<i>Trivia</i> -Arten	" "
	<i>Erato voluta</i>	" "
3. Capulidae:	<i>Capulus hungaricus</i>	LEBOUR 1937
4. Diverse unbestimmte Arten aus dem chinesischen Meer	" Sinusigera "	DAWYDOFF 1940
	" Macgillivraya "	
	(=w. <i>Dolium</i>) u.a.	

Organ + wichtigste Synonyme	Vorkommen		Homologisierungsversuche
	vorhanden	fehlend	
<p><i>Larvalniere:</i> Primäre Larvalniere; primitive ectodermale Exkretionszellen, primitive excretory organ, Urniere, Urnierenzellen, äussere Exkretzellen, external kidney, excretory cells, äusserliche Nierenzellen, primäre Niere, primitive kidney, primäre cephalic Niere, Nephrocyten, unicelluläre Nephrocysten, nephrocysts, vergrösserte Ektodermzellen, Subvelarmassen, Subvelar masses, Ansae</p>	<p>Prosobranchia (vgl. Tab. XXX)</p> <p>Manche Opisthobranchia Einige Pulmonaten:</p> <p><i>Planorbis</i>, <i>Limnaea</i> (BÜTSCHLI 1877) <i>Onchidella</i> (FRETTER-GRAHAM 1941/43)</p>	<p><i>Patella</i>, <i>Pomatias</i>, <i>Vermetus</i>, u.a.</p>	<p>= Protonephridien der Trochophora (MEYER 1904)</p> <p>= Analniere der Opisthobranchia (HEYMONS 1893)</p> <p>= Urniere der Pulmonata (SALENSKY 1872, BOBRETZKY 1877)</p> <p>= Nuchalzellen der Pulmonata (WIERZEJSKI 1905)</p> <p>= Ektodermale Konkrementzellen der Pulmonata (FRETTER 1943)</p> <p>= Velumteil (RABL. 1875 ff, SARASIN 1882, MC MURRICH 1886)</p>
<p><i>Urniere:</i> Protonephridium, Kopfniere, Larvenniere, larvales Nephridium, primäre Niere, ancestrale larvale Niere, Wimperzellen (flame-cells)</p>	<p>Ein unbestimmter Prosobranchier (VON ERLANGER)</p> <p><i>Vicparus</i> (VON ERLANGER 1891 ff u.a.) <i>Urosalpinx</i> (BROOKS, zit. FOL 1879/80)</p> <p>Pulmonata</p>		<p>= Protonephridien der Trochophora (FRANC 1943)</p> <p>= Analniere der Opisthobranchia (MAZZARELLI 1898, FRETTER 1943)</p> <p>= Larvalniere der Prosobranchia (WIERZEJSKI 1905 u.a.)</p> <p>= Seriale Homologie zu Vakuolenzellen unter dem praecoralen Band bei aquatilen Pulmonata (FOL 1879/80)</p>
<p><i>Analniere:</i> Sekundäre Niere, unpaare sekundäre Niere, Urniere, larvale Niere, Exkretzelle, Exkretionsorgan, black excretory bodies</p>	<p>Opisthobranchia</p>		<p>= Larvalniere der Prosobranchia (HEYMONS 1893)</p> <p>= Anlage der definitiven Niere (auch der Prosobranchia) (MAZZARELLI 1892, VON ERLANGER 1892b ff, CASTEL 1904)</p> <p>= Bojanus'sches Organ (LANKESTER 1875)</p> <p>= Anales Auge (LACAZE-DUTHIERS 1887)</p> <p>= Unentwickelte Gonade (LOVEN 1841)</p>

TAB. XXX.

Die wichtigsten Nachweise von Larvalnieren bei Prosobranchiern.

*: eigene Befunde

<i>Fissurella spec.</i>	BOUTAN 1885
<i>Lacuna spec.</i>	ANKEL 1936
<i>Littorina rudis</i>	PELSENEER 1910
<i>Bithynia tentaculata</i>	SARASIN 1883
<i>Rissoa spec.</i>	PELSENEER 1910
<i>Capulus hungaricus</i>	VON ERLANGER 1892
<i>Calyptraea sinensis</i>	SALENSKY 1872
<i>Crepidula fornicata</i>	CONKLIN 1897, WERNER 1955
<i>Polinices catena</i>	*
<i>Natica spec.</i>	BOBRETZKY 1877. *
<i>pulchella</i>	HERTLING 1932
<i>Lamellaria perspicua</i>	PELSENEER 1910
<i>Cassidaria spec.</i>	*
<i>echinophora</i>	*
<i>Bursa spec.</i>	*
<i>Murex brandaris</i>	*
<i>Thais haemastoma</i>	FRANC 1940 ff
<i>Trophon spec.</i>	*
<i>Nucella lapillus</i>	PELSENEER 1910, PORTMANN 1925
<i>haemastoma</i>	FRANC 1943
<i>Urosalpinx spec.</i>	BROOKS 1878
<i>Ocenebra spec.</i>	*
<i>aciculata</i>	FRANC 1940 ff
<i>Columbella rustica</i>	FRANC 1943
<i>Pisania maculosa</i>	" *
<i>Buccinum undatum</i>	PORTMANN 1925 ff, *
<i>Fulgur carica</i>	MC MURRICH 1886, CONKLIN 1907
<i>Nassa spec.</i>	SALENSKY 1872
<i>reticulata</i>	PELSENEER 1910, *
<i>mutabilis</i>	BOBRETZKY 1877, *
<i>Fasciolaria tulipa</i>	GLASER 1906
<i>Fusus spec.</i>	BOBRETZKY 1877, PORTMANN 1955, *
<i>Mitra ebenus</i>	FRANC 1943
<i>Philbertia purpurea</i>	*
<i>Conus mediterraneus</i>	FRANC 1943

TAB. XXXI.

Der Durchmesser der Larvalnieren bei einigen Prosobranchiern.

<i>Pisania maculosa</i>	5— 20 μ
<i>Mitra ebenus</i>	30— 35 μ
<i>Columbella rustica</i>	40 μ
<i>Bursa spec.</i>	80 μ
<i>Conus mediterraneus</i>	120—170 μ
<i>Ocenebra aciculata</i>	bis 180 μ
<i>Buccinum undatum</i>	bis > 220 μ

TAB. XXXII.

Die Nachweise von Urnieren bei Pulmonaten.

<i>Achatina</i>	GHOSE 1963
<i>Agriolimax</i>	JOURDAIN 1884
	CARRICK 1938
<i>Amphibola</i>	FARNIE 1924
Viele <i>Basommatophora</i>	BETTGER 1944
<i>Helix</i>	FOL 1879/80
	DE MEURON 1884
<i>Limax</i>	FOL 1879/80
	MEISENHEIMER 1898
<i>Limnaea</i>	WOLFSON 1880
	VON ERLANGER 1896
<i>Onchidella</i>	FRETTER 1943
<i>Physa</i>	WIERZEJSKI 1905
<i>Planorbis</i>	RABL 1875 ff
<i>Rhodope</i>	RIEDL 1960

TAB. XXXIII.

Zum Bau der Urniere bei stylommatophoren Pulmonaten.

Im Gegensatz zu den Pulmonaten lassen sich bei Prosobranchiern keine eindeutigen Exkretstoffe nachweisen (vgl. VON ERLANGER 1891).

Wasserformen (nach FOL)	<i>Limax</i> (nach MEISENHEIMER)
Tubulärer Teil: mit Cilien und vibratilem Porus	Acht und mehr bewimperte, durch eine Membran verbundene, sich zeitweilig gegen die Mantelhöhle öffnende amöboide Zellen
Mittlerer Teil: mit Exkretbläschen, die Flüssigkeit und Konkreme enthalten	Wandzellen mit gespeicherten goldbraunen (CARRICK), granulösen Exkretstoffen
Unterer Teil: der Exkretionskanal (ohne Porus) enthält erst spät Konkreme	Flache und hohe Zellen mit basaler weiter Öffnung nach aussen.

TAB. XXXIV.

Die Farbe der Analnieren von Opisthobranchiern.

Farbe	Art	Autor
Schwarz	<i>Stiliger niger</i> <i>Adalaria proxima</i>	RASMUSSEN 1951 THOMPSON 1958
Halb schwarz, halb transparent	<i>Decorifer matushimana</i>	HAMATANI 1960
Purpur rot → schwarz	<i>Philine japonica</i>	HAMATANI 1960
Dunkelrot	<i>Philine quadripartita</i>	*
Violett	<i>Janthina fragilis</i>	HADDON 1882
Gelb → rot → violett	<i>Chromodoris elegans</i>	RHO 1888
Transparent	<i>Stiliger niger</i> <i>Stiliger berghi</i> <i>Catriona pinnifera</i> <i>Goniodoris shigashimae</i> <i>Umbrella mediterranea</i> <i>Aplysia punctata</i> „ spec.	RASMUSSEN HAMATANI 1960 HAMATANI 1960 HAMATANI 1960 HEYMONS 1893 SAUNDERS-POOLE 1910 *

TAB. XXXV.

Funktion und Struktur der Mitteldarmdrüse in der Ontogenese von Fusus.

	Mitteldarmdrüse		
	Linker Sack (sehr umfangreich)	Rechter Sack (klein)	
1. Phase	Speicherung des verschluckten Eiweisses in hochspezialisierten riesigen Vakuolenzellen des Eiweiss-Sackes	Sekretabgabe durch grosskernige, polinucleäre Drüsenzellen	Embryonalzeit
2. Phase	Die ins Lumen abgegebenen Dotter- (aus den degenerierenden 4 Macromeren) und Eiweissreserven (aus den Vakuolenzellen des Eiweiss-Sackes) werden durch in der oberen Hälfte des Lebersackes sich bildenden Vakuolenzellen resorbiert	Die Sekretzellen beschränken sich auf eine kleine Zone am apicalen Ende des Sackes; das restliche Epithel besteht aus sich sekundär ebenfalls zur Nährstoffverdauung spezialisierenden Vakuolenzellen	
3. Phase	Umwandlung in die Adultstruktur		Postembryonalzeit

TAB. XXXVI.

Nachweise von Analzellen bei Prosobranchiern.

Diese kommen fast allen Opisthobranchiern zu.

<i>Patella vulgata</i>	PATTEN 1886 PELSENEER 1910 SMITH 1935
<i>Acmaea spec.</i>	BOUTAN 1898
<i>Pila globosa</i>	RANJAH 1942
<i>Littorina spec.</i>	PELSENEER 1910
<i>Bithynia tentaculata</i>	HESS 1956
<i>Calyptrea sinensis</i>	PELSENEER 1911
<i>Crepidula fornicata</i>	CONKLIN 1892 ff
<i>Pterotrachea hippocampus</i>	OWRE 1964
diverse Heteropoden	FOL 1876
<i>Lamellaria perspicua</i>	PELSENEER 1910
<i>Nucella lapillus</i>	"
<i>Urosalpinx cinerea</i>	"
<i>Pisania maculosa</i>	FRANC 1943
<i>Nassa reticulata</i>	PELSENEER 1910
<i>Fusus spec.</i>	"

Übersicht über die embryonale Ernährung der wichtigsten in dieser Arbeit behandelten Prosobranchier-Arten.

Anmerkungen: ¹. In Fällen, wo sich die Macromeren früher oder später weiter teilen, wird der Ausdruck Entoderm gebraucht. — ². Die bei den meisten Nähreierformen stattfindende zusätzliche Aufnahme von geringen Mengen der eiweisshaltigen Kapselflüssigkeit wird nicht berücksichtigt. — ³. Der natürlich allen Formen zukommende Darmtrakt mit den zur Nahrungsresorption dienenden Säcken der Mitteldarmdrüse wird nicht besonders erwähnt.

Art	Lokalisation des Protocleiths ¹⁾	Extraembryonale Nährstoffe		Besondere Organe zur embryonalen Nährstoffbewältigung ³⁾	
		Eiweiss ²⁾	Nähreier	Organ	Funktion
<i>Patella vulgata</i>	Entoderm	—	—	—	
<i>Trophon spec.</i>	1 Darmmacro- mere 1 „Lebermacro- mere“	+	—	—	
„Konkrement- Veliger“	2 Macromeren	+	—	—	
<i>Philbertia purpurea</i>	Entoderm	+	Gelegent- lich Kanni- balis- mus (?)	—	
<i>Lacuna, Littorina</i>	Entoderm	+	—	—	
<i>Polinices spec.</i>	Entoderm	+	—	Kropfartige Er- weiterung des Oesophages	Eiweiss-Speicherung
<i>Nassa spec.</i>	1 Macromere	+	—	—	
<i>Fusus spec.</i>	4 Macromeren	+	—	Verdickte Wand des Sto- modaeums (= „bourrelet de fermeture“) Eiweiss-Sack	Verschluss des Vor- derdarms beim Ei- weiss-Schlucken Eiweiss-Speicherung
<i>Pomatias elegans</i>	Entoderm	+	—	Cephale Masse (Kopfblase)	Eiweiss-Aufnahme
<i>Bursa spec.</i>	1 Macromere	—	+	Velum und Kopfblase	Nähreierdrehung
<i>Polinices catena</i>	Entoderm	—	+	Kropfartige Er- weiterung des Oesophages Velum	Speicherung der Dot- terplättchen Nähreierdrehung
<i>Neritina fluviatilis</i>	4 Macromeren	—	+	Kopfblase, Ve- lum und Fuss	Nähreierdrehung
<i>Cassidaria spec.</i>	Mehrere Macro- meren	—	+	Velum	Nähreierdrehung
<i>Cassidaria echinophora</i>	1 Macromere	—	+	Enddarm leicht blasig erweitert	Mechanische Zerklei- nerung der Dotter- plättchen
<i>Murex spec.</i>	4 Macromeren	—	+	—	—
<i>Nucella lapillus</i>	4 Macromeren (zu 1 ver- schmelzend)	—	+	—	—
<i>Ocenebra spec.</i>	1 Macromere	—	+	Enddarm stark blasig erweitert	Mechanische Zerklei- nerung der Dotter- plättchen
<i>Pisania maculosa</i>	4 Macromeren (zu 1 ver- schmelzend)	—	+	Enddarmabgang schwach erwei- tert	Mechanische Zerklei- nerung der Dotter- plättchen
<i>Buccinum undatum</i>	4 Macromeren	—	+	Enddarmblase	Mechanische Zerklei- nerung der Dotter- plättchen

TAB. XXXVIII.

Die Durchmesser von Eizelle und Totalei (mit Chorion) bei einigen Prosobranchiern als Demonstration zur Grösse des perivitellinen Raumes.

Art	Eidurchmesser (in μ)		Autor
	ohne Chorion	mit Chorion	
<i>Patella vulgata</i>	150	162	DODD 1957
<i>coerulea</i>	135	147	„
<i>Gibbula tumida</i>	140	182	GERSCH 1936
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	218	250—280	GERSCH 1936 LEBOUR 1936 ff
<i>Lacuna divaricata</i>	103—128	125—147	THORSON 1946
<i>pallida</i>	254—276	529—571	LEBOUR 1938, THORSON 1946
<i>Littorina obtusata</i>	205	550	THORSON 1946 u.a.
<i>saxatilis</i>	200—205	420	LINKE 1935
<i>Cremnoconchus syhadrensis</i>	280	374—410	„
<i>Pomatias elegans</i>	140	2000	CREEK 1951/52
<i>Bittium reticulatum</i>	60—65	95—110	THORSON 1946 u.a.
<i>Aporrhais pes pelecani</i>	120	240	LEBOUR 1938, THORSON 1946
<i>Atlanta peronii</i>	75	100	FOL 1876
<i>Oxygyrus keraudreni</i>	75	100	„
<i>Natica poliana</i>	160	240—320	LEBOUR 1936 ff

TAB. XXXIX.

Übersicht der bekannten Entwicklungsdaten von Prosobranchiern mit Nährtieren.

Weitere Formen mit Adelphophagie sind *Neritina bourguignati* (?), *Zippora membranacea*, *Vermetus*, *Rissoa semistriata*, *Murex trunculus*, *Nucella floridana*, *Columbella flava* (?), *Sipho propinquus*, *Fulgur*-Arten (?) *Turbinella pirum*, *Voluta* (?) und *Melo indica* (?)

Art	Eidurchmesser (in μ)	Eizahl (total)	Embryozahl	Nährer pro Embryo	Pro- zentualer Anteil der Nährer	Schalenlänge im Schlupfmoment (in μ)
<i>Nerita alicola</i> <i>Neritina fluviatilis</i> <i>reclivata</i>	200 110—150	60 4—165 60—80	1 1 40	60 4—165 2	98,3 98,8 42,9	990—1100 650—910
<i>Rissoa membranacea</i> <i>Planaxis sulcatus</i> <i>Janthina affinis</i> <i>Polinices catena</i>	130 160—180—190	40—60 11—580 4000 12—86—184	Mehrere bis 6 1—2—5—19	— 40—50 500—1000 20	99,9 95,1	400—575— 900—1075 800—1250— 1425
<i>Cassidaria echinophora</i> <i>spec.</i>	263—280 275—375	155—170—193 130—160	7—10— 20—23 4—8—16—24	11 12	91,2 91,7	1275—1600— 1850
<i>Bursa spec.</i>	175—200	Sehr viele	Viele	Viele		
<i>Murex brandaris</i> <i>quadrifrons</i> <i>senegalensis</i>	240—330 200 200	109—168—196 503—652 1500	6—8 2—9 25—58	24 22—72—282 30—40	95,8 99,0 97,2	660—976—1840
<i>Thais hippocastaneum</i> <i>Nucella lapillus</i> <i>Ocenebra spec.</i>	225—250	90—130—165 400—600—1000 167—410—632	4—5 2—35—40 6—15—25—48	25—30 10—15—30 20	96,2 94,2 95,1	775—1000— 1500—2025
<i>Columbella blanda</i> <i>rustica</i> <i>Volutopsis norwegica</i> <i>Sipho undulatus</i> <i>islandicus</i> <i>curtus</i>	160—180 200—220 200—210	20 40—95 ca. 100 000 6750—7350 780—800—850	2—3 1—20 1—2—4 1—2—3—16 1—2 1—4	7—10 6—8 25 000—100 000 2300—3500 400—800	85,0 84,0 99,9 99,9 99,8	200—2100 3500—8500
<i>Chrysodomus ossianus</i> <i>Neptunea antiqua</i> <i>Pisania maculosa</i>	200—220 300 170—225	5000—10 000 400—554—729	1—2—4 1—5—16—25	2500 53	99,9 98,0	2000 6000—8000 675—1000— 1500—1800
<i>d'orbigny</i> <i>Buccinum undatum</i>	230—260 200—300—450	40—300 500—2000	25 10—30	25 110	85,3 99,2	1400—1830— 2540
<i>Fasciolaria tulipa</i> <i>Turbinella caledonica</i> <i>Voluta spec.</i>	250	600—2300 8—11 20	2—6—15 5—6 1	200—300—500 2 20	99,6 50,0 95,0	

TAB. XL.

Übersicht über das Vorkommen bzw. Fehlen von Adelphophagie innerhalb der gleichen Gattung.

In Klammern ist das Schlüpfstadium angegeben, welches in einigen Fällen je nach Biotop verschieden sein kann.

mit Nähreiern	ohne Nähreier
<i>Nerita alticola</i> (K)	<i>peloronta</i> <i>senegalensis</i> (V) <i>albicilla</i> <i>reticulata</i> (K) <i>virginea</i> (V) <i>tesselata</i> (V) <i>Listeri</i> (V)
<i>Neritina fluviatilis</i> (K) <i>reclivata</i> (K)	
<i>Rissoa membranacea</i> (V) <i>semistriata</i>	<i>sarsii</i> (V) <i>inconspicua</i> (V) <i>parva</i> (V) <i>guerini</i> (V) <i>nucleus</i> (V) <i>triseriata</i> (V, K) <i>heros</i> (V) <i>duplicata</i> (V) <i>lewisi</i> (V) <i>josephina</i> (K)
<i>Planaxis sulcatus</i> (K; V?) <i>Polinices catena</i> (K; V?)	
<i>Murex trunculus</i> (K) <i>brandaris</i> (K) <i>quadrifrons</i> (K) <i>senegalensis</i> (K) <i>Thais hippocastaneum</i> (K)	<i>turbinatus</i> (V) <i>blainvillei</i> (K) <i>fasciatus</i> (K) <i>carinifera</i> (V) <i>coronata</i> (V) <i>hæmastoma</i> (V, K) <i>hæmastoma</i> (V)
<i>Nucella lapillus</i> (K) <i>floridana</i> (K) <i>Ocenebra spec.</i> (K)	<i>aciculata</i> (K) <i>erinacea</i> (K) <i>scripta</i> (K?)
<i>Columbella rustica</i> (K, V) <i>blanda</i> (K)	

TAB. XLI.

Die Nachweise von fakultativer Adelphophagie (Kannibalismus) bei Prosobranchiern.

<i>Rissoa membranacea</i>	LEBOUR 1934
<i>Crucibulum spinosum</i>	COE 1938
<i>scutellatum</i>	THORSON 1940
<i>Crepidula</i> -Arten	MC MURRICH 1886, THORSON 1940 COE 1942
<i>Lamellaria perspicua</i>	GIARD 1875, PELSENEER 1910, LEBOUR 1935
<i>Dolium spec.</i>	THORSON 1940
<i>Nucella (Purpura) floridana</i>	MC MURRICH 1886, GLASER 1906 FRANC 1943
<i>Urosalpinx cinerea</i>	BROOKS 1878, MC MURRICH 1886
<i>Ocinebra aciculata</i>	FRANC 1940
<i>spec.</i>	RISBEC 1937
<i>Turbinella pium</i>	FRANC 1943
<i>Philbertia gracilis</i>	LEBOUR 1932/33

TAB. XLII.

Übersicht der verschiedenen Möglichkeiten der Nähreieraufnahme bei Prosobranchiern

Prinzip der Nähreieraufnahme	Zur Nähreieraufnahme verwendete Organe	Anordnung der Nähreier in der Kapsel	Art
Drehen der Nähreier	Mit Hilfe von Kopfblase und Velum	Lockere Nähreiersäule	<i>Bursa spec.</i>
	Hinter dem Velum; sich loslösende Dotterpartikel gelangen via Futterrinne ins Stomodaeum	Locker verteilt	<i>Cassidaria spec.</i>
	Vor der Mundöffnung mit Hilfe von Velum und Fuss	Locker verteilt	<i>Neritina fluviatilis</i>
Mechanische Zerkleinerung der Nähreier	Loslösen von Dotterplättchen mittels des an die Nähreiersäule gepressten Velums	Kompakte Nähreiersäule	<i>Polinices catena</i>
Verschlingen der Nähreier	Lippenartig vorstülpbares Stomodaeum, oesophageale Cilien, peristaltische Bewegungen des Oesophages (bewirken Formänderung der Nähreier beim Verschlucken)	Kompakte Nähreiersäule	<i>Nucella lapillus</i>
		Zentrale kompakte Nähreiermasse (anfänglich meist durch eine sich von der Kapselwand ablösende Membran zusammengehalten)	<i>Fasciolaria tulipa</i> <i>Pisania maculosa</i> <i>Ocinebra spec.</i>
		Locker verteilt	<i>Buccinum undatum</i> <i>Murex</i> -Arten <i>Cassidaria echinophora</i>

Übersicht über Nöhreier (Durchmesser, Furchung), atypische Spermien, Nöhreieraufnahme und Entwicklungsretardierung bei Prosobranchiern (vgl. Text).

	Art	Durchmesser der Nöhreier (Mittelwert) in μ	Aufnahme der Nöhreier	Zahl der Macromeren	Retardierung der Entwicklung infolge Nöhreieraufnahme	Furchung der Nöhreier	Atypische Spermien	Verwandte Arten ohne Nöhreier
ARCHAEO-GASTROPODA	<i>Neritina fluviatilis</i>	130	Drehen	4	—	Relativ stark	+	+
	<i>Polinices catena</i>	175	Abblimmern von Dotterplättchen ab Nöhreiersäule	Entoderm	—	Stark	—	+
MESO-GASTROPODA	<i>Cassidaria spec.</i>	325	Drehen	Mehrere	—	—	—	?
	<i>Cassidaria echinophora</i>	270	Verschlingen	4	Beträchtlich	Sehr stark	—	?
STENOGLOSSA	<i>Murex brandaris</i>	285	Verschlingen	4	Beträchtlich	Sehr stark	+	+
	<i>Nucella (Purpura) lapillus</i>	?	Verschlingen	4 (\rightarrow 4) ?	Sehr gross	Stark	+	+
	<i>Ocenebra spec.</i>	238	Verschlingen	1	Beträchtlich	— (selten KT)	+	+
	<i>Pisania maculosa</i>	198	Verschlingen	4 (\rightarrow 4)	Ziemlich	— (Furchung selten)	+	— (?)
	<i>Buccinum undatum</i>	300	Verschlingen	4	Schwächer	— (z.T. rudimentäre Segmentation)	+	— (?)

TAB. XLIV.

Die Variabilität der Schalenlänge bei frisch geschlüpften Prosobranchiern.

Verschiedene bezüglich ihrer Schalenlänge stark variierende Formen wie *Crepidula williamsi* (2000-4000 μ), *Crepidula fornicata* (2600-3600 μ) und die Nähreierformen *Sipho islandicus* (3500-8500 μ !) und *Neptunea antiqua* (6000-8000 μ) konnten infolge des fehlenden Zahlenmaterials nicht berücksichtigt werden. Dies gilt auch für *Viviparus contectoides*, wo die Unterschiede im Schlüpfmoment bis zu 6 mm betragen können (VAN CLEAVE-LEDERER 1932).

Art	Variationsbreite der Schalenlänge (im Schlüpfmoment; in μ)	Arithmetisches Mittel der Schalenlänge (in μ)	Abweichungen vom arithmetischen Mittel (in %)	Embryonale Ernährung
<i>Philbertia purpurea</i>	181—247	220	— 18 bis + 12	Geringe Eiweissaufnahme
<i>Polinices (Natica) spec.</i>	750—1025	900	— 17 bis + 15	Mittlere Eiweissaufnahme
<i>Fusus spec.</i>	1125—1625	1364	— 18 bis + 19	Starke Eiweissaufnahme
<i>Polinices catena</i>	400—1075	738	— 46 bis + 46	Nähreier
<i>Cassidaria spec.</i>	1275—1900	1614	— 21 bis + 18	„
<i>Cassidaria echinophora</i>	800—1325	1198	— 33 bis + 11	„
<i>Murex brandaris</i>	660—1840	976	— 32 bis + 86	„
<i>Ocenebra spec.</i>	775—2025	1374	— 44 bis + 47	„
<i>Pisania maculosa</i>	825—1800	1232	— 33 bis + 46	„
<i>Buccinum undatum</i>	1400—2540	1828	— 23 bis + 39	„

TAB. XLV.

Übersicht über die Dauer der Embryonalentwicklung bei Prosobranchiern.

In Klammern ist teilweise die Entwicklungstemperatur in °C angegeben.

<i>Haliotis tuberculata</i>	13—46 Std.	STEPHENSEN 1924, CROFTS 1938
<i>Fissurella spec.</i>	ca. 15 T	BOUTAN 1885
<i>Patella coerulea</i>	12—24 Std.	PATTEN 1886
<i>vulgata</i>	12—24 Std	DODD 1957
<i>Acmaea virginea</i>	einige T	BOUTAN 1889
<i>Cantharidus striatus</i>	124 Std	ROBERT 1902, LEBOUR 1938
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	180,5 Std	ROBERT 1902
<i>Gibbula magus</i>	20 Std — 3 T	"
<i>nilotica</i>	20 Std	PELSENEER 1935
<i>cineraria</i>	50—60 Std (15°)	ROBERT 1902, GERSCH 1936
<i>Trochus erythraeus</i>	3—4 T	GOHAR-EISAWY 1963
<i>Nerita albicilla</i>	1 W—52 T	FRANC 1943, u.a.
<i>reticulata</i>	> 39 T	RISBEC 1932
<i>Pila globosa</i>	10—14 (37,8°) — 21 T (21,1— 26,7°)	RANJAH 1942
<i>Neritina fluviatilis</i>	ca. 10 W	CLAPARÈDE 1857, u.a.
<i>virginea</i>	3—4 W	PELSENEER 1935
<i>tesselata</i>	3—4 W	BONDESEN 1940
<i>Ampullaria rotula</i>	8 T	PELSENEER 1935
<i>polita</i>	14 T	"
<i>australis</i>	14—25 T	"
<i>Valvata piscinalis</i>	15—30 T	FRETTER- GRAHAM 1962
<i>tricarinata</i>	14—15 T	PELSENEER 1935
<i>cristata</i>	30—40 T	NEKRASSOW 1928
<i>Lacuna divaricata</i>	15—25 T	THORSON 1946
<i>pallidula</i>	> 28 T	PELSENEER 1910
<i>Littorina obtusata</i>	3—4 W (13—14°)	DELSMAN 1914, THORSON 1946, u.a.
<i>littorea</i>	5—8 T	PELSENEER 1935, LINKE 1935, u.a.
<i>australis</i>	5 T (25°)	MARCUS-MARCUS 1963
<i>charruana</i>	10 T (20°)	"
<i>Pomatias elegans</i>	> 3 M	CREEK 1951/52
<i>Hydrobia stagnalis</i>	21 T	PELSENEER 1935
<i>ulvae</i>	10—24 T	THORSON 1946
<i>Paludetrina taylori</i>	ca. 6 W	PELSENEER 1935
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	> 4 W	PELSENEER 1926
<i>Bithynia tentaculata</i>	20—25 T	PELSENEER 1935
<i>Onoba striata</i>	4 M	RASMUSSEN 1951
<i>Skeneopsis planorbis</i>	2,5 W (14,5— 17,5°)—3—4 W (12—15°)	LINKE 1933, FRETTER 1948

<i>Assiminea succinea</i>	4—5 W (20—23°)	MARCUS-MARCUS 1963
<i>Homalogyra atomus</i>	10 T (15—18,5°)	FRETTER 1948
<i>fischeriana</i>	10 T	FRANC 1943
<i>Rissoa parva</i>	18 T	PELSENEER 1935
<i>Rissoella diaphana</i>	14 T	FRETTER 1948
<i>Turitella communis</i>	7—10 T	FRETTER- GRAHAM 1962
<i>Fagotia esperi</i>	23—25 T (16°)	ANKEL 1928
<i>Cerithium atratum</i>	66 Std (24—29°)	MARCUS-MARCUS 1964
<i>Scala communis</i>	9 T	VESTERGAARD 1935
<i>Odostomia rissoides</i>	> 25 T	PELSENEER 1914
<i>Brachystomia rissoides</i>	6—25 T	PELSENEER 1914, RASMUSSEN 1944 ff
<i>Crucibulum spinosum</i>	3—4 W	THORSON 1940, COE 1949
<i>Crepidula fornicata</i>	4 W	CONKLIN 1897 ff, u.a.
<i>plana</i>	4 W	COE 1949
<i>onyx</i>	3—4 W	"
<i>walshi</i>	3 W	ISHIKI 1936
<i>Atlanta peronii</i>	3—4 T	FOL 1876
<i>Pterotrachea hippocampus</i>	ca. 2 T	OWRE 1964
<i>Firoloida desmaresti</i>	ca. 2 T	OWRE 1964
<i>Polinices catena</i>	2 M	ANKEL 1930 u.a.
<i>triseriata</i>	4—7 W	GIGLIOLI 1949 ff., u.a.
<i>heros</i>	7 T—13 T (20°) — 6 W	STINSON 1946, GIGLIOLI 1949 ff
<i>duplicata</i>	10—12 T (18— 20°)	HANKS 1963
<i>Natica groenlandica</i>	mehrere M	PELSENEER 1935
<i>maculata</i>	> 3 W	OHDRER 1914
<i>pulchella</i>	3 W (8,5°)	HERTLING 1932
<i>Lunatia nitida</i>	ca. 3 W	THORSON 1946
<i>Lamellaria perspicua</i>	3 W	LEBOUR 1935
<i>Trivia europaea</i>	einige W	PELSENEER 1926
<i>Cypraea europaea</i>	4—5 W	LEBOUR 1931
<i>Ovula patula</i>	33 T	LEBOUR 1932
<hr/>		
<i>Rapana thomasiana</i>	10 T	PELSENEER 1935
<i>Murex blainvillei</i>	> 2 M	FRANC 1946/47
<i>trunculus</i>	> 4 M	PELSENEER 1935
<i>brandaris</i>	> 4 M	"
<i>Nucella lapillus</i>	4 M	PORTMANN 1925, FRANC 1943, u.a.
<i>haemastoma</i>	ca. 1 M	FRANC 1943
<i>Urosalpinx cinerea</i>	22 T (30°) — 2 M (15,9°)	HANCOCK 1957, GANAROS 1958
<i>Ocenebra aciculata</i>	40—46 T—3 M (10—19°)	FRANC 1940 ff, HANCOCK 1956
<i>Columbella scripta</i>	1½ M	FRANC 1943
<i>Sipho curtus</i>	> 3 M	PELSENEER 1935
<i>Pisania maculosa</i>	70 T	FRANC 1943

<i>Fulgur carica</i>	mehrere M	CONKLIN 1907
<i>Nassa obsoleta</i>	9 T	PELSENEER 1935
<i>reticulata</i>	1 — > 2 M	LEBOUR 1931, u.a.
<i>incrassata</i>	> 2 M	PELSENEER 1935
<i>Fasciolaria tulipa</i>	40 T	GLASER 1906, u.a.
<i>Olivella spec.</i>	8—9 T	MARCUS 1959
<i>Mitra ebenus</i>	ca. 2 M	FRANC 1943
<i>Turbinella caledonica</i>	> 34 T	RISBEC 1931
<i>Philbertia purpurea</i>	25 T (20°)	FRANC 1950
<i>Conus abbreviatus</i>	14 T	KOHN 1961
<i>catus</i>	15—16 T	OSTERGAARD 1950
<i>ebraeus</i>	12 T	KOHN 1961 a
<i>hebraeus</i>	11 T	RISBEC 1932
<i>imperialis</i>	> 14 T	KOHN 1961a
<i>leopardus</i>	14 T	KOHN 1961a
<i>mediterraneus</i>	ca. 2 M	FRANC 1943
<i>moreleti</i>	> 9 T	KOHN 1961a
<i>pennaceus</i>	15—16 T	OSTERGAARD 1950
<i>textile</i>	14 T	KOHN 1961
<i>vexillum</i>	12 T	OSTERGAARD 1950
<i>vitulinus</i>	14—15 T	KOHN 1961

TAB. XLVII.

Die Dauer der Embryonalentwicklung bei einigen Pulmonaten.

In Klammern ist teilweise die Entwicklungstemperatur in °C angegeben.

Je nach den ökologischen Bedingungen variiert die Dauer beträchtlich, z. B. bei *Physa gyrina* von 1 bis 1½ Tagen (bei 30°C) bis zu 40 Tagen (vgl. DE WITT 1954).

Tage	
7	bis 8: <i>Physa gyrina</i> (20—23°; DE WITT 1954).
10	<i>Rhodope veranii</i> (RIEDL 1960); — bis 11: <i>Melampus coffeus</i> (30°; MARCUS-MARCUS 1963); — bis 21: <i>Limnaea stagnalis</i> (14—24°; BLOCH 1938, HORSTMANN 1958 u.a.).
12	bis 13: <i>Vaginula vosseleri</i> (PELSENEER 1935); bis 14: <i>Bulinus striatus</i> (NAZANO 1928; zit. PELSENEER 1935)
14	bis 24: <i>Planorbis corneus</i> (BLOCH 1938)
15	<i>Achatina fulica</i> (GHOSE 1963); bis 30: <i>Physa fontinalis</i> (WIERZEJSKI 1905).
18	bis 120: <i>Agriolimax agrestis</i> (KÜNKEL 1916, CARRICK 1938 u.a.)
21	bis 24: <i>Amphibola crenata</i> (FARNIE 1924); — bis 28: <i>Blauneria heteroclita</i> (18—20°; MARCUS-MARCUS 1963); — bis 49: <i>Ovatella myosotis</i> (MEYER 1955).
23	bis 56: <i>Vitrina elongata</i> (KÜNKEL 1933)
28	<i>Ellobium pelluscens</i> (23°; MARCUS-MARCUS 1963).
49	<i>Onchidella celtica</i> (FRETTER 1943).

TAB. XLVI.

Die Dauer der Embryonalentwicklung bei einigen Opisthobranchiern (nach HEYMONS 1893, RISBEC 1928, BERRILL 1931, PELSENEER 1935, BABA 1936ff, RASMUSSEN 1951, THOMPSON 1958, BABA-HAMATANI 1958, HAMATANI 1960ff u.a.).

In Klammern ist teilweise die Entwicklungstemperatur in °C angegeben. Bei einigen Arten schwankt die Entwicklungsdauer je nach Jahreszeit, Temperatur und Biotop besonders stark. Bei *Cenia cocksii* beträgt sie 4 Wochen im Frühling, dagegen nur 18 Tage im Sommer (PELSENEER 1910). In Abhängigkeit von der Temperatur treten bei *Alderia modesta* Schwankungen zwischen 2,5 bis 20 Tagen auf (RASMUSSEN 1951).

Tage	
2	bis 3: <i>Clione limacina</i>
3	<i>Decorifer matushimana</i>
4	bis 4,5: <i>Polycera tabescens</i> ; — bis 5,5: <i>Umbrella mediterranea</i> (20–20,5°).
5	<i>Doto japonica</i> (26–30°), <i>Polycera lessoni</i> , <i>Tergipes despectus</i> (20°).
6	<i>Halgerda rubicunda</i> (27–34°), <i>Doriopsis viridis</i> (27–34°), <i>Madrella ferruginosa</i> ; — bis 7: <i>Petalifera punctulata</i> (24–29°), <i>Homoiodoris japonica</i> (24–29°); — bis 8: <i>Favosinus branchialis</i>
7	<i>Staurodoris aspera</i> , <i>Chromodoris variata</i> , <i>Goniodoris Joubini</i>
8	<i>Chromodoris lata</i> , <i>Trevelyana perlucens</i> , <i>Placamopherus fulgurans</i> , <i>Aeolidia diffusa</i> ; — bis 10: <i>Goniodoris sugashimae</i> (15–25°)
9	<i>Stiliger berghi</i> (10–20°), <i>Trevelyana (Anabogium) striatum</i> , <i>Aegirus villosus</i>
10	<i>Platydorid immonda</i>
11	bis 12: <i>Doridium giglioli</i> (10–22°).
13	<i>Eubranchius misakiensis</i> (6–21°); — bis 16: <i>Philine japonica</i> (5–21°)
14	<i>Catriona ornata</i> (9–21°), <i>Doridopsis communis</i> , <i>Onichidoris muricata</i> (9–10°); — bis 21: <i>Bulla hydatidis</i> .
15	<i>Catriona pinnifera</i> (14–25°), <i>Cadlina omatissima</i> , <i>Trevelyana suggens</i> ; — bis 16: <i>Onichidoris fusca</i> (9–10°).
18	bis 19: <i>Okadaia elegans</i> (8–10°); — bis 20: <i>Polycera quadrilineata</i> (8,5–9,5°).
21	<i>Tergipes claviger</i>
23	<i>Jorunna tomentosa</i> (9–10°).
29	<i>Vayssiera caledonica</i>
36	<i>Doris muricata</i> ; — bis 38: <i>Tritonia hombergi</i> (10°); — bis 40: <i>Archidoris tuberculata</i> (8,5–9,5°); — bis 42: <i>Adalaria proxima</i> (9–10°).
38	bis 42: <i>Runcina setoensis</i>
60	<i>Eolis peregrina</i>

TAB. XLVIII.

Übersicht über den Schlüpfzustand bei Prosobranchiern.

Die als Veliconcha schlüpfenden *Polinices*- und *Olivella*-Arten, sowie *Nassa mutabilis* und *Conus araneosus*, *gians* und *pennaceus* sind nicht aufgeführt. Arten, welche je nach Biotop als Veliger oder im Kriechstadium schlüpfen können, sind hervorgehoben.

	Trochophora	Veliger	Kriechstadium
ARCHAEOGASTROPODA:			
<i>Zeugobanchia</i> : <i>Haliotis</i>	<i>tuberculata</i>	<i>spec.</i>	<i>graeca</i>
<i>Patellacea</i> : <i>Fissurella</i>	<i>vulgata</i>		
	<i>coerulea</i>		
	<i>pellucida</i>	<i>pellucidum</i>	
	<i>Patina</i>		
	<i>Helcion</i>		
	<i>Acmaea</i>	<i>spec.</i>	<i>cinerea</i>
<i>Trochacea</i> : <i>Margarita</i>			<i>helicina</i>
			<i>striatus</i>
	<i>Cantharidus</i>	<i>striatus</i>	<i>exasperatus</i>
			<i>zizyphinum</i>
	<i>Calliostoma</i>		<i>papillosum</i>
			<i>tumida</i>
	<i>Gibbula</i>	<i>magus</i>	
	<i>Monodonta</i>	<i>lineata</i>	<i>cineraria</i>
	<i>Trochus</i>		<i>erythraeus</i>
	<i>Skenea</i>		
	<i>Tricolia</i>		<i>serpuloides</i>
<i>Neritacea</i> : <i>Nerita</i>	<i>pullus</i>	<i>senegalensis</i>	<i>alticola</i>
			<i>reticulata</i>
			<i>globosa</i>
			<i>fluviatilis</i>
		<i>virginia</i>	
		<i>tesselata</i>	
		<i>listeri</i>	
MESOGASTROPODA:			
<i>Architaenioglossa</i> : <i>Viviparus</i>			<i>viviparus</i>
			<i>spec.</i>
<i>Littorinacea</i> : <i>Ampullaria</i>			<i>pallida</i>
		<i>divaricata</i>	
		<i>pallidula</i>	
		<i>cincta</i>	
	<i>Littorina</i>	<i>littorea</i>	<i>obtusata</i>
		<i>divaricata</i>	<i>saxatilis</i>
		<i>australis</i>	<i>pallidula</i>
		<i>charruana</i>	
	<i>Pomatias</i>		<i>elegans</i>
	<i>Hydrobia</i>	<i>ulvae</i>	<i>ventrosa</i>
			<i>jenkinsi</i>
	<i>Paludestrina</i>	<i>taylori</i>	
	<i>Lithoglyphus</i>		<i>spec.</i>
	<i>Bithynia</i>		<i>tentaculata</i>

<i>Rissoacea :</i>	<i>Cingula</i>	<i>semistriata</i>	<i>fulgida</i> <i>semicostata</i> <i>cingulus</i> <i>cingillus</i> <i>striata</i>
	<i>Onoba</i> <i>Rissoa</i>	<i>sarsii</i> <i>inconspicua</i> <i>parva</i> <i>guerini</i> <i>membranacea</i>	
	<i>Skeneopsis</i> <i>Homalogyra</i>		<i>planorbis</i> <i>atomus</i> <i>fischeriana</i> <i>diaphana</i> <i>opalina</i> <u><i>communis</i></u> <i>spec.</i>
	<i>Rissoella</i>		
<i>Cerithiacea :</i>	<i>Turitella</i>	<u><i>communis</i></u>	
	<i>Vermetus</i> <i>Caecum</i> <i>Fagotia</i> <i>Melania</i> <i>Planaxis</i>	<i>glabrum</i> <i>crenulata</i> <u><i>sulcatus</i></u> <i>nucleus</i> (<i>semistriatus</i>) <i>reticulatum</i> <i>atratum</i> <i>tubercularis</i> <i>barleei</i> <i>clathrus</i> <i>communis</i> <i>clathrus</i> <i>communis</i> <i>spec.</i> <i>alba</i> <i>spec.</i> <i>stylifera</i> <i>spec.</i> <i>spec.</i> <i>eulimoides</i> <u><i>rissoides</i></u> <i>nitidissima</i> <i>lissa</i>	<i>esperii</i> <u><i>sulcatus</i></u>
	<i>Bittium</i> <i>Cerithium</i> <i>Cerithiopsis</i>		
	<i>Ptenoglossa :</i>		
<i>Aglossa :</i>	<i>Scala</i>		
	<i>Clathrus</i> <i>Janthina</i> <i>Eulima</i> <i>Balcis</i>		
	<i>Stilifer</i> <i>Pelseneeria</i> <i>Entocolax</i> <i>Enteroxenos</i> <i>Odostomia</i> <i>Brachystomia</i>		<i>rissoides</i> <u><i>rissoides</i></u>
	<i>Eulimella</i>		
<i>Amaltheacea :</i>	<i>Amalthea</i>		<i>australis</i> <i>borealis</i> <i>conica</i>
<i>Calyptraeacea :</i>	<i>Trichotropis</i>		
	<i>Capulus</i> <i>Calyptraea</i>	<i>hungaricus</i> <i>pellucida</i>	<i>calyptraeiformis</i> <i>trochiformis</i> <i>chinensis</i>
	<i>Crucibulum</i>	<i>spinosum</i> <i>scutellatum</i> <i>fornicata</i> <i>plana</i> <i>arenata</i> <i>lingulata</i> <i>nivea</i> <i>onyx</i> <i>walshi</i>	<i>aculeata</i> <i>glauca</i> <i>adunca</i> <i>norrisiarum</i> <i>williamsi</i> <i>perforans</i>
	<i>Crepidula</i>		

<i>Strombacea :</i>	<i>Aporrhais</i>		<i>pes pelecani</i>	
	<i>Strombus</i>		<i>rugosus</i>	
<i>Heteropoda :</i>	<i>Atlanta</i>		<i>peronii</i>	
			<i>fusca</i>	
	<i>Oxygyrus</i>		<i>keraudreni</i>	
	<i>Carinaria</i>		<i>mediterranea</i>	
	<i>Pterotrachea</i>		<i>coronata</i>	
			<i>friederici</i>	
			<i>hippocampus</i>	
			<i>mutica</i>	
<i>Naticacea :</i>	<i>Firolides</i>		<i>desmaresti</i>	
	(<i>Firoloida</i>)			<i>islandica</i>
	<i>Amauropsis</i>		<i>catena</i>	<i>catena</i>
	<i>Polinices</i>		<i>triseriata</i>	<i>triseriata</i>
			<i>heros</i>	<i>josephina</i>
			<i>duplicata</i>	
	<i>Natica</i>		<i>lewisi</i>	
			<i>marochiensis</i>	<i>glaucina</i>
			<i>pulchella</i>	<i>rubromaculata</i>
			<i>pallida</i>	<i>groenlandica</i>
			<i>poliana</i>	<i>islandica</i>
				<i>didymis</i>
				<i>rufa</i>
	<i>Lunatia</i>		<i>montagu</i>	<i>montagu</i>
<i>Lamellariacea :</i>	<i>Velutina</i>		<i>nitiosa</i>	<i>velutina</i>
			<i>velutina</i>	<i>undata</i>
<i>Cypraeacea :</i>	<i>Lamellaria</i>		<i>perspicua</i>	
	<i>Trivia</i>		<i>monacha</i>	
			<i>europaea</i>	
	<i>Simnia</i>		<i>patula</i>	
	<i>Cassidaria</i>			<i>spec.</i>
	<i>Triton</i>		<i>parthenopeum</i>	<i>echinophora</i>
	<i>Bursa</i>		<i>spinosa</i>	
STENOGLOSSA:				
<i>Muricacea :</i>	<i>Murex</i>		<i>turbinatus</i>	<i>trunculus</i>
				<i>brandaris</i>
				<i>fasciatus</i>
				<i>quadrifrons</i>
				<i>senegalensis</i>
	<i>Trophon</i>			<i>blainvillei</i>
				<i>clathratus</i>
				<i>muricatus</i>
	<i>Thais</i>		<i>carinifera</i>	<i>truncatus</i>
			<i>coronata</i>	<i>hippocastaneum</i>
			<i>haemastoma</i>	<i>haemastoma</i>
	<i>Cuma</i>		<i>turbinoides</i>	

	<i>Nucella</i>		<i>haemastoma</i> <i>sertata</i> <i>succinata</i> <i>biserialis</i> <i>tritonifrons</i>	<i>lapillus</i> <i>floridana</i>
	<i>Urosalpinx</i> <i>Ocinebra</i>			<i>cinerca</i> <i>spec.</i> <i>erinacea</i>
<i>Buccinacea :</i>	<i>Coralliophila</i>		<i>spec.</i>	
	<i>Astryris</i> <i>Columbella</i>		<u><i>rustica</i></u>	<i>rosacea</i> <u><i>rustica</i></u> <i>blanda</i> <i>norwegica</i> <i>deformis</i> <i>undulatus</i> <i>islandicus</i> <i>curtus</i> <i>propinquus</i> <i>ossianus</i> <i>turtoni</i> <i>antiqua</i> <i>maculosa</i> <i>d'orbigny</i> <i>undatum</i> <i>belcheri</i> <i>aruanus</i> <i>carica</i> <i>pyrum</i> <i>perversum</i> <i>canaliculatus</i> <i>suturalis</i>
	<i>Volutopsis</i> <i>Pyrulofusus</i> <i>Sipho</i>			
	<i>Chrysodomus</i>			
	<i>Neptunea</i> <i>Pisania</i>			
	<i>Buccinum</i>			
	<i>Megalotractus</i> <i>Fulgur</i>			
	<i>Sycotypus</i> <i>Nassa</i>		<i>reticulata</i> <i>incrassata</i> <i>pygmaea</i> <i>obsoleta</i>	
	<i>Fasciolaria</i> <i>Fusus</i>			<i>tulipa</i> <i>rostratus</i> <i>spec.</i> <i>berniciensis</i>
<i>Volutacea :</i>	<i>Troschelia</i>			
	<i>Mitra</i>		<i>ebenus</i>	<i>brasiliiana</i> <i>spec.</i> <i>cornea</i> <i>spec.</i> <i>diadema</i> <i>simplex</i> <i>exarata</i> <i>bicarinata</i> <i>pyramidalis</i> <i>nobilis</i> <i>amoena</i>
	<i>Voluta</i>			
	<i>Cancellaria</i> <i>Marginella</i>			
<i>Toxoglossa :</i>	<i>Drillia</i>		<i>crenularis</i>	
	<i>Clavatula</i>		<i>trevelyana</i> <i>turricola</i>	
	<i>Bela</i>			
	<i>Raphitoma</i> <i>Mangelia</i> <i>Philbertia</i>		<i>nebula</i> <i>linearis</i> <i>gracilis</i> <i>purpurea</i>	<i>simplex</i>

<i>Conus</i>		<i>abbreviatus</i> <i>catus</i> <i>coronatus</i> <i>ebræus</i> <i>figulinus</i> <i>geographus</i> <i>leopardus</i> <i>vividus</i> <i>planiliratus</i> <i>quercinus</i> <i>rattus</i> <i>tesselatus</i> <i>textile</i> <i>varius</i> <i>vexillum</i> <i>vitellinus</i>	<i>mediterraneus</i>
--------------	--	--	----------------------

TAB. XLIX.

Die prozentuelle Verteilung der Schlüpfzustände bei den verschiedenen Prosobranchierordnungen.

	Zahl der unter- suchten Arten	Trocho- phora	Veliger	Kriech- stadium
Archaeogastropoda	29	27,5%	27,5%	55,0%
Mesogastropoda	129	0%	58,1%	41,9%
Stenoglossa	81	0%	32,1%	67,9%

TAB. L.

*Übersicht über die Schalenlänge im Schlüpfmoment (in μ) bei
Prosobranchiern.*

In Klammern ist der Schlüpfzustand angegeben. Bei Formen mit stark variierender Schalenlänge (vgl. Tabelle XLIV) ist der Mittelwert angegeben. Verschiedene unbestimmte Veliger des chinesischen Meeres (DAWYDOFF 1940), welche eine Schalenlänge bis zu 1500 μ erreichen, sind nicht berücksichtigt.

100	<i>Rissoa inconspicua</i> (V)
110	<i>Littorina charruana</i> (V)
120	<i>Rissoa sarsii</i> (V), <i>Littorina australis</i> (V)
125	<i>Eulimella nitidissima</i> (V)
130	<i>Haliotis tuberculata</i> (T)
135	<i>Trochus erythraeus</i> (V), <i>Pelseneeria stylifera</i> (V)
140	<i>Polinices heros</i> (V), <i>Simnia patula</i> (V)
150	<i>Clathrus clathrus</i> (V)
160	<i>Hydrobia ulvae</i> (V), <i>Turitella communis</i> (V, K.), <i>Ostomia eulimoides</i> (V)
162	<i>Brachystomia rissoides</i> (V)
170	<i>Bittium reticulatum</i> (V)
175	<i>Hydrobia ventrosa</i> (K)
180	<i>Scala clathrus</i> (V), <i>Polinices duplicata</i> (V)
190	<i>Nassa incrassata</i> (V)
195	<i>Lunatia nitida</i> (V)
200	<i>Patella vulgata</i> (T), <i>Strombus rugosus</i> (V), <i>Cerithiopsis barleei</i> (V), <i>Nassa pygmaea</i> (V)
210	<i>Lacuna divaricata</i> (V), <i>Nucella haemastoma</i> (V)
215	<i>Conus figulinus</i> (V)
220	<i>Philbertia purpurea</i> (V)
225	<i>Rissoella opalina</i> (K)
230	<i>Mangelia nebula</i> (V)
240	<i>Conus rattus</i> (V)
245	<i>Conus coronatus</i> (V)
250	<i>Conus lividus</i> (V), <i>varius</i> (V), <i>vexillus</i> (V)
252	<i>Conus geographus</i> (V)
266	<i>Rissoa guerini</i> (V)
270	<i>Conus abbreviatus</i> (V)
280	<i>Conus ebraeus</i> (V)
285	<i>Conus quercinus</i>
300	<i>Nassa reticulata</i> (V), <i>Cingula semicostata</i> (K)
318	<i>Conus leopardus</i> (V)
320	<i>Rissoa membranacea</i> (V), <i>Calliostoma zyziphinum</i> (K)
345	<i>Crepidula fornicata</i> (V)
350	<i>Lamellaria perspicua</i> (V), <i>Trivia monacha</i> (V)
360	<i>Conus vitulinus</i> (V)
375	<i>Conus catus</i> (V)
382	<i>Conus textile</i> (V)
400	<i>Capulus hungaricus</i> (V)
405	<i>Hydrobia jenkinsi</i> (K)
440	<i>Onoba striata</i> (K)
480	<i>Cingula cingillus</i> (K)
520	<i>Philbertia gracilis</i> (V)
560	<i>Aporrhais pes pelecani</i> (V), <i>Littorina saxatilis</i> (K)

630	<i>Lacuna pallida</i> (K)
640	<i>Calyptraea sinensis</i> (V), <i>Trophon muricatus</i> (K)
650	<i>Natica didyma</i> (K)
700	<i>Crucibulum scutellatum</i> (V)
738	<i>Polinices catena</i> (K)
750	<i>Conus tessellatus</i> (V), <i>Nassa mutabilis</i> (VC), <i>Polinices trise-</i> <i>riata</i> (K, V), <i>Nerita reticulata</i> (K)
780	<i>Neritina fluviatilis</i> (K)
880	<i>Conus glans</i> (VC)
940	<i>Murex blainvillei</i> (K)
1000	<i>Acmaea rubella</i> (K), <i>Velutina undata</i> (K) <i>Nerita alticola</i> (K), <i>Buccinum undatum</i> (K)
1100	<i>Conus planiliratus</i> (V)
1198	<i>Cassidaria echinophora</i> (K)
1200	<i>Conus pennaceus</i> (VC)
1232	<i>Pisania maculosa</i> (K)
1364	<i>Fusus spec.</i> (K)
1374	<i>Ocenebra spec.</i> (K)
1600	<i>Cassidaria spec.</i> (K)
1700	<i>Natica pallida</i> (K), <i>Pyrolofusus deformis</i> (K)
2000	<i>Sipho undulatus</i> (K), <i>Chrysodomus ossianus</i> (K)
2050	<i>Volutopsis norvegica</i> (K)
3000	<i>Crepidula williamsi</i> (V), <i>Buccinum sericatum</i> (K)
3200	<i>Crepidula fornicata</i> (V)
4000	<i>Buccinum hydrophanum</i> (K)
4500	<i>Buccinum belcheri</i> (K)
6000	<i>Sipho islandicus</i> (K)
7000	<i>Neptunea antiqua</i> (K)

TAB. LI.

Prosobranchierarten mit langer planktonischer Veligerphase (v. a. nach THORSON 1946ff).

Die in Tabelle L erwähnten Veliger des chinesischen Meeres sind nicht berücksichtigt.

Archaeogastropoda: *Gibbula cineraria*

Mesogastropoda: *Lacuna divaricata*, *Littorina littorea*, *Onoba vitrea*, *Alvania*, *Rissoa*, *Caecum glabrum*, *Bittium reticulatum*, *Triphora perversa*, *Scala clathrus*, *Aclis minor*, *Eulima distorta*, *Pelseneeria styliifera*, *Odo-*
stomia, *Eulimella*, *Capulus ungaricus*, *Aporrhais pes pelecani*, *Lunatia*, *Velutina velutina*, *Lamellaria*, *Trivia*, *Dolium*.

Stenoglossa: *Nassa pygmaea*, *reticulata* und *incrassata*, *Bela*, *Mangelia*, *Philbertia linearis*.

TAB. LII.

Die Dauer der planktontischen Veligerphase bei einigen Prosobranchiern.

Sehr kurz	<i>Natica cancellata</i>	OHNDNER 1914, RISBEC 1932
einige Tage	<i>Acmaea virginea</i>	BOUTAN 1889
3 Tage	<i>Gibbula magus</i>	ROBERT 1902
5 Tage	<i>Patella vulgata</i>	PELSENEER 1910
9 Tage	<i>Nassa obsoleta</i>	PELSENEER 1935
1 Woche und mehr	<i>Littorina littorea</i>	"
2 bis 3 Wochen	<i>Crepidula fornicata</i>	CONKLIN 1897, WERNER 1955
4 bis 5 Wochen	<i>Cypraea europaea</i>	LEBOUR 1931a
Über 2 Monate	<i>Nassa reticulata</i> und <i>incrassata</i>	LEBOUR 1931 ff

TAB. LIII.

Übersicht des postembryonalen Wachstums bei Prosobranchiern (nach PELSENEER 1935). Die Länge des Schlüpfstadiums wird in Relation zur Länge des Adulttieres gebracht.

	Länge des Schlüpf- stadiums im Vergleich mit dem Adulttier (= 1)
Kriechstadium von Arten mit Brutpflege oder Ovoviviparität:	
Prosobranchia	0,05—0,25
Opisthobranchia	0,12—0,33
Kriechstadium:	
Prosobranchia	0,025—0,2
Opisthobranchia	0,2
Pulmonata	0,09—0,33
Veliger:	
Prosobranchia	0,025—0,003
Opisthobranchia	0,0078—0,0016

TAB. LIV.

*Die drei Hauptphasen der Dotterresorption von Loligo vulgaris (v.a. nach
PORTMANN 1925 und PORTMANN-BIDDER 1928).*

Phase I	Äussere Dotterzirkulation: Blutsinus des äusseren Dottersackes oberes, dorsales Dottergefäss unteres, ventrales Dottergefäss Kopfsinus des Embryos	Der vom Dottertoderm aufgelöste Dotter gelangt via Blut in den Embryo. Dieser Prozess wird durch Kontraktionswellen des äusseren Dottersackes unterstützt.
Phase II	Das untere Dottergefäss tritt mit den zentralen Kreislauforganen in Verbindung	
Phase III	Die Verbindung zwischen äusserem Dottersack und Embryo wird v.a. infolge des auswachsenden Armkranzes unterbrochen. — Die Mundfeldmuskulatur presst den unverdauten Dotter vom äusseren in den inneren Dottersack.	Die Resorption erfolgt: 1. durch das Gefässnetz des inneren Dottersackes (aus dem hinteren, v.a. die Abdominalvene bildenden Blutsinus). 2. Via Pankreas, embryonale Leber und Blut

TAB. LV. Die wichtigsten Unterschiede zwischen der Entwicklung der Prosobranchier und der Cephalopoden.

Infolge verschiedener, v.a. integumentaler transitorischer Organe (vgl. FIORONI) 1964 müsste die Entwicklung mancher Cephalopoden im Grunde als indirekt bezeichnet werden (vgl. pg. 785).

	Prosobranchia	Cephalopoda
Eier	Dotterarm bis dotterreich	Dotterreich bis sehr dotterreich
Furchung	Holoblastisch Total Spiralig	Meroblastisch Partiell Discoidal
Gastrulation	Invagination oder Epibolie	Stark abgewandelt („cryptomer“, „Pseudogastrulation“)
Determination	„Cell-lineage“, Mosaik	Zellen nicht streng determiniert
Mesoderm	Lokalisiert; aus wenigen Teloblasten entstehend	Umfangreich (grosses Cölom)
Entoderm	Einheitlich organogenetisch	Zweitellig: 1. Transitorisches Dottersyncytium 2. Entodermplatte als Anlage von Mitteldarm und Enddarm
Embryonale Nährstoffe	Protocleith (v.a. in Macromeren) Kapselweiß Nährere	Protocleith (in innerem und äusserem Dottersack)
Organe zur Bewältigung der embryonalen Nährstoffe	Mitteldarmdrüse: Resorption Velum Kopfbüse Fuss Cephal Masse „Bourrelet de fermature“ Oesophagealer Kropf: Nährstoffspeicherung Oesophageale Cilien: Nährstoff-Verschlingen Cilien des Enddarmes Enddarmblase Macromere: v.a. Speicherung (der Dotterpartikel	Mitteldarmdrüse + Pankreas Dottersyncytium Blutgefässe (Blutinus des äusseren Dottersackes, Kopfsinus, hinterer Blutinus; oberes und unteres Dottergefäss, etc.) Mundfeldmuskulatur: Hineinpumpen des unverdaulichen Dotters in den inneren Dottersack
Entwicklung	Indirekt mit vielen transitorischen Organen (Veliger-Stadium)	± direkt mit relativ wenigen transitorischen Organen

TAB. LVI.

Übersicht der Evolutionstendenzen des Dottersackes bei Tintenfischen.

Analog zum unterschiedlichen Bau des inneren Dottersackes ist die Mitteldarmdrüse der Decapoden im Gegensatz zur einlobigen Octopodenleber zweilobig und entsteht - entgegen den Octopoden - auch völlig getrennt von den Anlagen des Pankreas und der Tintendrüse (SACARRAO 1960).

Prinzip	Beispiele		Varianten
	Decapoda	Octopoda	
Der Embryo breitet sich sehr weit aus, so dass kein abgetrennter grosser äusserer Dottersack entsteht	<i>Ommastrephiden</i>		
Der Embryo breitet sich weit aus; der spät abgegliederte äussere Dottersack ist mittelgross	<i>Alloteuthis</i> <i>Loligo</i>	<i>Argonauta</i> <i>Octopus</i>	Formvarianten des äusseren Dottersackes: dreieckig mit kugelförmigen Ecken: Sepioliden linsenförmig: <i>Sepia</i> kugelförmig: <i>Rossia</i> länglich: Loliginiden, <i>Octopus</i>
Der Embryo bleibt auf den animalen Eipol beschränkt; der äussere Dottersack ist riesig	<i>Rossia</i> <i>Sepiolo</i> <i>Sepietta</i> <i>Sepia</i>	<i>Eledone</i>	+ Formvarianten des inneren Dottersackes: einfach bei Octopoden mehrlobig bei Decapoden, wobei bei den Sepioliden zusätzliche Septen gebildet werden können. Der innere Dottersack kann fehlen: <i>Eledone</i> , <i>Tremoctopus</i>

TAB. LVII.

Übersicht über einige entwicklungsgeschichtliche Unterschiede bei Prosobranchiern von der gleichen Gattung oder der gleichen Art.

A. INNERHALB DER GLEICHEN GATTUNG:

- | | |
|---|---|
| a) Parthenogenese, bzw. Bisexualität: | <i>Hydrobia</i> |
| b) Viviparität, bzw. Ablage von Eiern: | <i>Acmaea, Littorina, Janthina</i> |
| c) Stark unterschiedliche Laichformen: | <i>Gibbula, Lacuna, Littorina</i> |
| d) Entwicklung mit, bzw. ohne Nöhreier: | <i>Nerita, Neritina, Risssoa, Planaxis, Janthina, Polinices, Murex, Thais, Nucella, Ocinebra, Columbella</i> |
| e) Unterschiedliche Schlüpfstadien: | <i>Cantharidus, Gibbula, Nerita, Neritina, Lacuna, Littorina, Hydrobia, Cingula, Planaxis, Odostomia, Calyptraea, Crepidula, Polinices, Natica, Lunatia, Velutina, Murex, Thais, Nucella, Nassa, Drillia, Bela, Philbertia, Conus</i> |

B. INNERHALB DER GLEICHEN ART (meist in Abhängigkeit zum Biotop):

- | | |
|-------------------------------------|--|
| a) Unterschiedliche Eigrössen: | <i>Neritina fluviatilis, Lacuna pallida, Brachystomia rissoides</i> |
| b) Unterschiedliche Nöhreierzahl: | <i>Neritina fluviatilis, Planaxis sulcatus, Polinices catena, u.a.</i> |
| c) Unterschiedliche Schlüpfstadien: | <i>Cantharidus striatus, Turitella communis, Planaxis sulcatus, Brachystomia rissoides, Polinices catena und triseriata, Lunatia montagu, Thais haemostoma, Columbella rustica, u.a.</i> |

Übersicht der wichtigsten Ontogenesetypen der Gastropoden. Der Schlüpfmoment ist durch einen dicken Strich symbolisiert.

Prosobranchia		Opisthobranchia	Pulmonata
Häufig Eiweisse, z.T. Näreier			Eiweisse + Kalk (aus Eischale)
Frühentwicklung je nach Dottergehalt sehr unterschiedlich		Frühentwicklung je nach Dottergehalt unterschiedlich	Frühentwicklung infolge geringem Dottergehalt meist ähnlich
<div> <div>Zweizelstadium</div> <div> <div>Trochophora (nach 1 Tag); bald mit molluscentypischen Organen</div> <div>Veliger (nach 2 Tagen)</div> <div>Festschmelzen, Metamorphose (nach 9 Tagen)</div> </div> </div>	<div> <div>Freier planktonischer Veliger (z.T. über 2 Monate lang)</div> <div>Metamorphose (rasch oder langsam)</div> </div>	<div> <div>Freier planktonischer Veliger (meist 3 Wochen lang)</div> <div>Metamorphose (oft rasch)</div> </div>	<div> <div>Freischwimmender Veliger</div> <div>Metamorphose</div> </div>
	<div> <div>Intrakapsulärer Veliger (z.T. über 4 Monate lang)</div> <div>Metamorphose (metamorphose abtöte; meist langsam)</div> </div>	<div> <div>Intrakapsuläre Entwicklung mit reduzierter Anlage der larvalen Organe</div> <div>Metamorphose</div> </div>	<div> <div>Intrakapsuläre Entwicklung; meist ohne Veliger, aber mit neuen transitorischen Organen (zwischen 10 Tagen bis zu 4 Monaten und länger)</div> <div>Metamorphose („Cryptometabolie“)</div> </div>
	Kriechstadium	Kriechstadium	Kriechstadium
Kriechstadium		Kriechstadium (äußerlich adult-ähnlich; def. Organe oft nur als Zellhaufen angelegt)	Kriechstadium

ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund von eigenen Untersuchungen und dem Studium der bisherigen Literatur werden in dieser Arbeit verschiedene Probleme der Prosobranchier-Embryologie dargestellt. Entwicklung und Bau der transitorischen Larvalorgane sowie des Verdauungstraktes in seiner Abhängigkeit von den embryonalen Nährstoffen stehen dabei im Vordergrund.

1. TEIL:

Es werden die Ontogenesen einzelner Arten, gegliedert nach ihrem Reichtum an embryonalen Nährstoffen, geschildert. Arten mit reicher embryonaler Nährstoffversorgung werden besonders ausführlich dargestellt.

2. TEIL:

Ein zweiter Abschnitt behandelt zusammenhängend die Ontogenese der Prosobranchier in Hinsicht auf die Fortpflanzungsverhältnisse, das Entwicklungsmilieu, die transitorischen Larvalorgane, die Verdauungsorgane, die embryonale Ernährung und die Schlüpfstadien. — Vergleichsweise werden jeweils auch kurz die Verhältnisse bei Opisthobranchiern und Pulmonaten geschildert.

Die wichtigsten Übersichten dazu finden sich in den folgenden Abbildungen und Tabellen zusammengefasst¹:

Abb.: 80 (Laichformen), 81ff (Furchung), 91 (Entwicklungsstadien), 108ff (Beziehung zwischen Protoleciith und Schalenlänge im Schlüpfmoment), 110ff (Nähreier-Bewältigung), 113 (Ontogenese-Stadien und Darmstruktur).

Tab.: I (embryologische Literatur), XVIIff (Eizahl pro Kapsel, Eidurchmesser), XXIII (Organe des Veligers), XXIV (Schlüpfstadien), XXIX (larvale Exkretionsorgane), XXXVII (embryonale Ernährung), XXXIX (Nähreierformen), XLII (Nähreier-Aufnahme), XLV (Dauer der Embryonalentwicklung), XLVIII (Schlüpfzustand und Schalenlänge im Schlüpfmoment), LV (Entwicklungsunterschiede zwischen Prosobranchiern und Cephalopoden), LVII (Ontogenesetypen).

¹ Eine ausführliche französische Zusammenfassung der Resultate findet sich bei FIORONI (1966).

Folgende Ergebnisse seien besonders hervorgehoben:

1. Die meisten Larvalorgane (Velum, Kopf- und Fussblase, Larvalherz, Larvalnieren oder transitorische Protonephridien, Hautvakuolenzellen, etc.) kommen sowohl dem freischwimmenden als auch dem intrakapsulären Veliger zu. Sie können freilich im letzteren Fall einen Funktionswandel durchmachen.

2. Die Quantität und Art der in der Embryonalperiode verfügbaren Nährstoffe (Protolecith, Eiweisse, Nöhreier) wirkt sich besonders auf den Bau der Darmstrukturen aus.

In den Vakuolen der zwei Säcke der Mitteldarmdrüse erfolgt bei allen Typen die Resorption, bei *Fusus* zudem eine vorübergehende Speicherung in einem besonderen Eiweissack (Albumensack). Der Enddarm (mit Cilien und bei *Buccinum* mit einer Enddarmblase) kann bei verschiedenen Arten zur Zerkleinerung der Dotterplättchen eingesetzt werden. Ausser dem oft stark verbreiterten Stomodaeum (mit verschliessbarer Öffnung bei *Fusus*) können auch die velaren Cilien (gewisse Nöhreierformen; vgl. unter 5.) oder Zellen der Kopfblase (*Pomatias*) bei der Aufnahme der Nährmassen mithelfen.

3. Beim nährstoffarmen Typ (meist mit pelagischem, freischwimmendem Veliger) geht durch weitere Teilungen aus den Macromeren rasch das definitive Mitteldarmepithel hervor. Bei reichen Zusatznährstoffen, welche meist ein Schlüpfen im äusserlich adultähnlichen Kriechstadium zur Folge haben, wird der eigene Dotter (Protolecith) häufig in besonderen, zeitweilig aus dem Darmverband losgelösten Macromeren (Anzahl 1 bis 4) eingelagert. Diese Anpassung ermöglicht eine zeitweilige Ausschaltung der Protolecithresorption zu Gunsten der vordringlichen Aufarbeitung der extraembryonalen Zusatznährstoffe.

4. Deren Bewältigung ist oft mit einer Retardierung der Organentwicklung verknüpft. In der frühen Embryonalperiode bedingt die Nährstoffaufnahme eine Hemmung in der Ausgestaltung des Cephalopodiums; während der späteren Embryogenese und der frühen Postembryonalzeit wird dagegen durch die Einschaltung des gesamten Mitteldarmes in die Bewältigung der Nährstoffe v.a. die Entwicklung des Palaeovisceralkomplexes verzögert.

5. Diese Retardierung gilt für die Eiweissfresser (*Fusus*) und Arten, welche ihre Nöhreier im Verlauf einer kurzen Periode mit

Hilfe ihres Oesophages verschlingen. Dagegen ermöglicht die kontinuierliche Nähreierzerkleinerung mit Hilfe der velaren Cilien — wobei bei *Cassidaria* und *Bursa* die Nähreier mit Hilfe des Velums, bzw. des Fusses gedreht werden — einen weitgehend ungestörten Fortgang der Organentwicklung.

6. Zusätzlich zu diesen Formen der Nähreier-Aufnahme können auch verschiedene Nähreier-Typen mit unterschiedlichem Zeitpunkt in der Arretierung ihrer Entwicklung unterschieden werden. Die Evolution der Entwicklungstypen mit Nähreiern erfolgt somit auf zwei unabhängigen Wegen, welche einerseits die morphologische Ausgestaltung der Larven, andererseits die Struktur der Nähreier betreffen.

3. TEIL:

Unsere Detailbefunde erlauben einige allgemeine Schlussfolgerungen:

1. Die Prosobranchier-Ontogenesen sind typische Beispiele für die Kaenogenese, bei welcher sehr unterschiedliche Embryonalentwicklungen zu ähnlichen Adultstadien führen.

2. Die Ontogenese der Gastropoden ist auch bei Formen mit intrakapsulärer Entwicklung stets mit einer Metamorphose verknüpft; der bei Schnecken häufig gebrauchte Ausdruck der direkten Entwicklung ist abzulehnen.

3. Auf Grund der zahlreichen zusätzlichen Anpassungen muss die intrakapsuläre Prosobranchierentwicklung (mit einem kriechenden Schlüpfstadium) evoluerter als die Ontogenese mit pelagischer Veligerphase taxiert werden.

4. Es wird auf die bei den verschiedensten Tierstämmen verwirklichte Rolle der Mitteldarmdrüse als Resorptionsort für die embryonalen Nährstoffe hingewiesen.

5. Die beiden schon durch ihre gänzlich verschiedenen Furchungen isolierten Typen der dotterreichen Mollusken-Entwicklung (Prosobranchier-Cephalopoden) bleiben ohne Zwischenformen voneinander getrennt. Der häufig vertretenen Deutung der Macromeren als evolutive Vorstufe zum völlig vom Bildungsentoblast getrennten Dottersyncytium der Cephalopoden kann auf Grund

der ontogenetischen und morphologischen Unterschiede nicht beigeprlichtet werden.

6. Dagegen bestehen bei Prosobranchiern und Cephalopoden ähnliche Relationen zwischen der Menge der embryonalen Nährstoffe mit der Entwicklungsretardierung, dem Schlüpfzustand und dem Verlauf der Postembryonalphase.

RÉSUMÉ

L'auteur étudie le développement et la structure des organes larvaires transitoires qui assurent la nutrition embryonnaire chez les Prosobranches. Le résumé allemand contient une énumération détaillée des problèmes traités et des figures correspondantes.

- La plupart des organes larvaires (vélum, vésicule céphalique et podocyste, cœur larvaire, reins larvaires, cellules tégumentaires vacuolisées) se trouvent aussi bien chez les véligères planctoniques que chez les larves encapsulées où ils peuvent subir des changements de fonctions.
- La nature et la quantité des aliments disponibles pendant la période embryonnaire (protolécithe, albumines, œufs nourriciers) ont une influence sur les structures du système digestif. La résorption se fait partout dans les deux sacs de la glande hépatique (=hépatopancréas, foie); chez *Fusus* se trouve en outre un entassement transitoire dans le sac d'albumen spécialisé. L'intestin postérieur avec ses cellules ciliées (et chez *Buccinum* avec une large vésicule) contribue chez plusieurs espèces à la destruction mécanique des plaquettes vitellines. L'œsophage souvent élargi (un bourrelet de fermeture chez *Fusus*), parfois aussi les cils vibratiles du vélum et des cellules de la vésicule céphalique (*Pomatias*) aident à l'absorption des matières nutritives.
- L'épithélium de l'intestin moyen définitif du type pauvre en réserves nutritives (souvent des espèces à véligère planctonique) se forme rapidement à partir des macromères. Par contre, dans le cas de ressources alimentaires riches chez les formes qui éclosent à un stade d'aspect voisin de celui de l'adulte, le vitellus

reste accumulé dans des macromères spécialisées. Il en résulte un arrêt transitoire de la résorption du protolécithe en faveur de la digestion d'aliments embryonnaires et un retard de développement des organes: dans la première phase embryonnaire la formation du céphalopodium est retardée, de même que plus tard et dans la phase postembryonnaire, le développement du complexe palléo-viscéral.

- L'auteur décrit plusieurs types d'œufs nutritifs selon leur degré de segmentation et distingue deux voies très différentes dans l'évolution morphologique des larves, et dans la structure des œufs nutritifs.
- L'ontogénèse des Prosobranches présente donc des exemples typiques de cénogénèse, les types très divers de développement aboutissant à des stades adultes plus uniformes. Il y a toujours une métamorphose, et en cas de développement intracapsulaire, un stade larvaire plus évolué que la véligère libre. Il faut donc supprimer le terme « développement direct ».

Les macromères ne sauraient être considérés comme le début d'une évolution vers la membrane vitelline syncytiale des Céphalopodes qui est isolée de l'endoblaste.

Les deux types de développement des Mollusques, celui des Céphalopodes à segmentation discoïdale et le type à segmentation totale (spirale) sont isolés sans formes intermédiaires.

SUMMARY

A. has studied the development and the structure of larval transitory organs which assure the nutrition of prosobranch embryos. The German summary contains a detailed list of the problems together with the corresponding figures.

- Most of the larval organs (velum, cephalic vesicle, podocyst, larval heart, larval nephridia, tegumentary vacuolised cells) occur not only in planctonic veligers but also in encapsulated larvae where their functions may change.
- Nature and amount of food available during the embryonic period (protolécith, albumines, food eggs) influence the

structure of the digestive system. Resorption takes place everywhere within the two diverticulae of the hepatic gland (=hepatopancreas, liver); in *Fusus* there also occurs a transitory storage within the specialised albumen-sack. The posterior segment of the gut with its ciliated cells (in *Buccinum* with a large vesicle) contributes in many species to the destruction of the yolk platelets. The oesophagus, often enlarged (with a closing mechanism in *Fusus*), sometimes also the ciliae of the velum and the cells of the cephalic vesicle (*Pomatias*) facilitate absorption of food.

- The epithelium of the definitive mid-gut of the type with restricted nutritional reserves (often species with planctonic veligers) develops rapidly from macromers. On the other hand, when nutritional reserves are abundant as in species which hatch at an advanced stage, almost adult, yolk is accumulated within specialised macromers. In consequence, there occurs a temporary stoppage of protolecith resorption in favour of digestion of embryonic food and delayed development of the organs: during the first embryonic phase formation of the cephalopodium is retarded as also later, in the post-embryonic phase, development of the palleo-visceral complex.
- A. describes several types of nutritional ova according to their degree of segmentation and distinguishes two very different evolutionary trends in the larvae as well as in the structure of food eggs.
- Ontogenesis of prosobranchs thus shows typical examples of cenogenesis, very different types of development leading to more uniform adults. Metamorphosis always occurs, and in the case of intracapsular development, there is a more advanced larval stage than a free swimming veliger. Consequently, the expression "direct development" should no longer be used.

The macromers cannot be considered as representing the premises of the syncytial vitelline membrane of cephalopods which is isolated from the endoblast.

The two types of molluscan development, that of cephalopods with discoidal segmentation and the type with total segmentation (spiral) are separated without intermediate forms.

VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN

AG	Abdominalganglion	KS	Kristallstielsack
AN	Analniere (Opistho-branchia)	KT	Kernteilung
An	Anus	KZe	Kristallzellen (in Larvalnieren)
1. Anl.	erste Anlage	LH	Larvalherz
Apc	Apicalplatte	LI	Linse
Au	Auge	LN	Larvalniere
BG	Buccalganglion	Lu	Lumen (der verschiedenen Darmteile)
Big	Bindegewebe	Ma	Magen
Bla	Blastomere	Md	Mitteldarm
BM	Buccalmasse	Mddr	Mitteldarmdrüse
CG	Cerebralganglion	r+1 Mddr	rechter bzw. linker Sack der Mitteldarmdrüse
Ci	Cilien	Di Mddr	Divertikel der Mitteldarmdrüse
äu Ci	äusserer Kranz kleiner Cilien	Mep	Metapodium
Coe	Coelomkomplex	Mes	Mesoderm
Ct	Ctenidium (Kieme)	MH	Mantelhöhle
Dr	Drüse	vMH	vordere Mantelhöhle (<i>Patella</i>)
Ect	Ectoderm	Mm	Macromeren
Ed	Enddarm	Mm-E	Einmündung der Macromeren in den Enddarm
EdB	Enddarmblase (v.a. bei <i>Buccinum</i>)	MR	Mantelrand
Ep	Epipodialanhang	MR-Ze	Hautvacuolenzellen des Mantelrandes
EW	Eiweiss	Mu col	Musculus columellaris (Schalenretraktor)
EWS	Albumensack, (Eiweiss-sack; <i>Fusus</i>)	Mu fa	Muskelfasern
F	Fuss	N	definitive Niere
Fbl	Fussblase (Podocyste, Pulmonata)	NE	Nähreier
Fdr	Drüsenzelle der Fuss-sole	NE-M	Zentrale Nähreiermasse
h Fdr	hintere Fussdrüse (Pedaldrüse)	NE-S	Nähreiersäule (u.a. bei <i>Nucella</i>)
Fur	Futterrinne des Velums	Ne	Nerv
FZe	Hautvacuolenzellen des Fusses	Ng	Nierengang
G	Ganglion	N Ze	Hautvacuolenzellen der Kopfblase (Nackenzellen)
Gpl	Grundplatte der Eikap-sel	v NZe	sockelartig vorgestülpte Nackenzellen (<i>Nassa</i>)
H	definitives Herz	Nu Ze	Nuchalzellen (Pulmonata)
Hü	Periphere Hülle der Dotterplättchen	Od	Odontophor (Zunge)
Hyp	Hypobranchialdrüse	Od K	Odontophorenknorpel
Ka-R	Kapselraum	Oe	Oesophag
Ka-W	Kapselwand	OG	Osphradialganglion
Kbl	Kopfblase (cephale Blase; cephal Masse (<i>Pomatias</i>))	Op	Operculum
Ke	Kern	Os	Osphradium
deg Ke	degenerierender Kern (in Nähreiern und Makromeren)	Pa G	Parietalganglion
Kon	Konkrementzellen (v.a. im Velum)	Pe	Pericard
KonS	Konkremmentsack (des Nierenganges)	PG	Pedalganglion
		Ph	Pharynx
		Pigm	Pigment

Pl	Zell-Plasma	Stc	Statocyste
PlG	Pleuralganglion	Sto	Stomodeum
Prop	Propodium	Te	Tentakel
Pt	Prototroch	Tt	Telotroch
R	Radula	Vak	Vakuole
RT	Radulatasche	pe Vak	Randvakuolen (peri- phäre Vakuolen) der
p Rs	praeformierte Riss- Stelle (der Laichkapsel)		Larvalniere
S	Schale	ze Vak	zentrale Vakuole der
Sch p	Schlüpfpfropf (der Laichkapsel)		Larvalniere
Sekr	Sekrettropfen	Ve	Velum
Sep	Schalenepithel (Mantel- epithel)	Ve (red)	Velum in Reduktion
Sdr	Schalendrüse	Ve-Sep	Velarseptum
Si	Sipho (der Schale)	Vit	Dotter (Vitellus)
So	basaler Sockel (der Laichkapsel)	a Vit	angedauter Dotter
Spdr	Speicheldrüse	gr Vit	zu feinen Granula auf- gelöster Dotter
Spr	Schalenprofilierung	Ze	Zelle
SR	Schalenrand	ZeW	Zellwand
Ssp	Schalensporn (Schalen- schnabel)	res Ze	Nährstoff resorbierende Zellen

LITERATURVERZEICHNIS

- AMIO, M. 1955. *On the egg masses and larvae of seven species of Naticidae (Gastropoda) from the costal region of Japan*. J. Shimonoseki Coll. Fish. 5, 137-158.
- 1959. *Studies on the eggs and larvae of marine gastropods II*. J. Shimonoseki Coll. Fish. 8, 73-83.
- ANDERSEN, K. 1924. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Paludina vivipara*. I. Teil: die Formgestaltung der Sumpfschnecke (*Paludina vivipara*) während der Larvenzeit. Morph. Jb. 53, 211-258.
- 1925. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Paludina vivipara*. 2. Teil: Die Entwicklung des Nervensystems bei *Paludina vivipara*, zugleich eine kritische Studie über die Torsion und Chiastoneurie der Gastropoden. Morph. Jb. 54, 157-204.
- ANDREWS, E. A. 1935. *The egg capsules of certain Neritidae*. J. Morph. 57, 31-59.
- ANKEL, W. E. 1924. *Zur Frage des Spermatozoendimorphismus der Prosobranchier*. Ver. dtsh. Zool. Ges. 29, 56-60.
- 1928. *Beobachtungen über Eiablage und Entwicklung von Fagotia esperi (Férussac)*. Arch. Moll. 'kde. 60, 251-256.
- 1929. *Über die Bildung der Eikapsel bei Nassa-Arten*. Ver. dtsh. Zool. Ges. 33, 219-230.
- 1930. *Über das Vorkommen und die Bedeutung zwittriger Geschlechtszellen bei Prosobranchiern*. Biol. Zbl. 50, 513-532.

- ANKEL, W.E. 1930a. *Die atypische Spermatogenese von Janthina (Prosobr. Ptenoglossa)*. Z. Zellforsch. 11, 491-608.
- 1930b. *Nähreierbildung bei Natica catena (Da Costa)*. Zool. Anz. 89, 129-135.
- 1936. *Prosobranchia*. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. IXb₁, Leipzig.
- 1937. *Der feinere Bau des Kokons der Purpurschnecke Nucella lapillus (L.) und seine Bedeutung für das Laichleben*. Ver. dtsh. Zool. Ges. 39, 77-86.
- 1958. *Beobachtungen und Überlegungen zur Morphogenese des atypischen Spermiums von Scala clathrus*. Zool. Anz. 160, 261-276.
- D'ASARO, CH. N. 1965. *Organogenesis, development and metamorphosis in the Queen conch Strombus gigas, with notes on breeding habits*. Bull. Mar. Sci. Miami, 15, 359-416.
- BABA, K. 1937. *Contribution to the knowledge of a nudibranch, Okadaia elegans Baba*. Jap. J. Zool. 7, 147-190.
- J. HAMATANI, 1959. *The direct development in Runcina setoensis Baba (Opisthobr., Cephalaspidea)*. Pub. Seto Mar. Biol. Lab. 7, 281-290.
- BACCI, G. 1947. *Le capsule ovigere di Columbella rustica (L.) e di Fasciolaria lignaria (L.) (Prosobr. Stenoglossa)*. Boll. Zool. Torino 14, 75-81.
- BERRILL, N. J. 1931. *The natural history of Bulla hydatidis Linn.* J. Mar. Biol. Ass. U. K. 17, 567-571.
- BLOCH, S. 1938. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süßwasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse*. Rev. Suisse Zool. 45, 157-220.
- BLOCHMANN, F. 1882. *Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis*. Müll. Z. wiss. Zool. 36, 125-174.
- 1883. *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung bei Gastropoden*. Z. wiss. Zool. 38, 392-410.
- BOBRETZKY, M. 1877. *Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden*. Arch. mikr. Anat. 13, 95-169.
- BETTGER, C. R. 1944. *Basommatophora*. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. IXb₂, Leipzig.
- BONDESEN, P. 1940. *Preliminary investigations into the development of Neritina fluviatilis L. in brackish and fresh water*. Vidensk. Medd. Dansk. Nat. For. 104, 283-318.
- 1950. *A comparative morphological-biological analysis of the egg capsules of freshwater pulmonate Gastropods: Hygrophila, Basommatophora, Pulmonata*. Nat. Jutland, 3, 1-209.
- DE BONNEVIE, K. 1902. *Enteroxenos Östergrehl, ein neuer in Holothurien schmarotzender Gastropode*. Zool. Jb. (Anat.) 15, 731-792.

- BOUTAN, L. 1885. *Anatomie et développement de Fissurella*. Arch. Zool. Exp. Gén. 2. Sér. 3, 1-173.
- 1898. *Sur le développement de l'Acmaea virginea*. C. R. Acad. Sci. 126, 1887-1889.
- BROCK, J. 1887. *Über die doppelten Spermatozoen einiger exotischer Prosobranchier*. Zool. Jahresber. 2, 615-624.
- BROOKS, W. K. 1878. *Preliminary observations upon the development of the marine prosobranchiate Gastropods*. Zool. Lab. John Hopkins Univ. Sc. Res.
- VON BRUNN, M. 1884. *Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara*. Arch. micr. Anat. 23, 113-37.
- BURGER, J. W. CH. S. THORNTON, 1935. *A correlation between the food eggs of Fasciolaria tulipa and the apyrene spermatozoa of prosobranch molluscs*. Biol. Bull. 68, 253-257.
- BURKENROAD, M. D. 1931. *Notes on the Louisiana conch, Thais haemastoma Linné in its relation to the oyster, Ostrea virginea*. Ecol. 12, 656-664.
- BUETSCHLI, O. 1877. *Über Paludina vivipara*. Z. wiss. Zool. 29, 216-231.
- CARPENTER, W. B. 1857. *Remarks on MM. Koren and Danielssen's researches on the development of Purpura lapillus*. Ann. Mag. Nat. Hist. 20, (2. sér.) 16-21.
- CARRICK, R. 1938. *The life-history and development of Agriolimax agrestis L., the grey field slug*. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 59, 563-597.
- CARTER, G. S. 1926. *On the nervous control of the velar cilia of the nudibranch veliger*. Brit. J. Exp. Biol. 4, 1-26.
- 1928. *On the structure of the cells bearing the velar cilia in the nudibranch veliger*. Brit. J. Exp. Biol. 6, 97-109.
- CASTEEL, D. B. 1904. *Cell-lineage and early larval development of Fiona marina, a Nudibranch Mollusc*. Proc. Ac. Nat. Sci. Phil. 56, 325-405.
- CAULLERY, M. PELSENEER, P. 1910. *Sur la ponte et le développement du Vignot*. Bull. Sci. France Belg. 44, 357-360.
- CHARIN, N. 1926. *Über die Nahrung des Embryo von Paludina vivipara*. Bull. Soc. Nat. Voronège, 1, 60-66.
- CHIPPERFIELD, P. N. 1951. *The breeding of Crepidula fornicata (L.) in the river Blackwater, Essex*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 30, 49-71.
- CLAPARÈDE, E. 1857. *Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis*. Müllers Arch., 109-248.
- VAN CLEAVE, J. H. - L. G. LEDERER. 1932. *Studies on the life cycle of the snail Viviparus contectoides*. J. Morph. 53, 500-522.
- CLEMENT, A. C. 1952. *Experimental studies on germinal localization in Ilyanassa. I. The role of the polar lobe in determination of the cleavage pattern and its influence in later development*. J. Exp. Zool. 121, 593-626.

- CLEMENT, A. C. 1962. *Development of Jlyanassa following removal of the D-macromere at successive cleavage stages*. J. Exp. Zool. 149, 193-211.
- COE, W. R. 1938. *Sexual phases in the Gastropod Crucibulum spinosum*. J. Morph. 63, 345-361.
- 1942. *Influence of natural and experimental conditions in determining shape of shell and rate of growth in gastropods of the genus Crepidula*. J. Morph. 70, 501-512.
- 1949. *Divergent methods of development in morphologically similar species of Prosobranch Gastropods*. J. Morph. 84, 383-399.
- CONKLIN, E. G. 1892. *The cleavage of the ovum in Crepidula fornicata*. Zool. Anz. 15, 185-188.
- 1897. *The embryology of Crepidula*. J. Morph. 13, 1-226.
- 1902. *Karyokinesis and Cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula*. J. Acad. Nat. Sci. Phil. 12, 1-121.
- 1907. *The embryology of Fulgur. A study of the influence of yolk on development*. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 59, 320-359.
- 1917. *Effects of centrifugal force on the structure and development of the eggs of Crepidula*. J. Exp. Zool. 22, 311-418.
- COOK, A. 1946. *Parthenogenesis in Paludestrina jenkinsi (Smith)*. J. Conch. 22, 176.
- CRABB, E. D. 1929. *Egg laying and birth of young in Viviparidae*. Nautilus, 42, 125-129.
- CREEK, G. A. 1951. *The reproductive system and embryology of the snail Pomatias elegans (Müller)*. Proc. Zool. Soc. London, 121, 599-640.
- CROFTS, D. R. 1938. *The development of Haliotis tuberculata, with special reference to organogenesis during torsion*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 228, 249-268.
- 1955. *Muscle morphogenesis in primitive gastropods and its relation to torsion*. Proc. Zool. Soc. London, 125, 711-750.
- CUNNINGHAM, J. T. 1899. *Formation of egg capsules in Gastropoda*. Nature, 59, 557.
- DALL, W. H. 1924. *The value of the nuclear characters in the classification of marine gastropods*. J. Wash. Acad. Sci. 14, 177-180.
- DAUTERT, E. 1929. *Die Bildung der Keimblätter bei Paludina*. Zool. Jb. (Anat.) 50, 433-496.
- DAWYDOFF, C. 1940. *Quelques véligères géantes de prosobranches provenant de la mer de Chine*. Bull. Biol. France Belg. 74, 497-508.
- DELSMAN, H. C. 1914. *Entwicklungsgeschichte von Littorina obtusata*. Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. 13, (ser. 2) 170-340.
- DIMON, A. C. 1905. *The mudsnail Nassa obsoleta*. Cold Spring Harbor Mon. Brooklyn, 1-48.

- DODD, J. M. 1957. *Artificial fertilization, larval development and metamorphosis in Patella vulgata L. and Patella coerulea L.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 29, 172-186.
- DRUMMOND, J. M. 1902. *Notes on the development of Paludina vivipara with special reference to the urogenital organs and theories of gastropod torsion.* Quart. J. Micr. Sci. 46, 97-143.
- DULZETTO, L. F. 1946. *Osservazioni sulla deposizione di Murex trunculus L.* Rend. Acc. Lincei (8) 1, 1356-1361.
- 1950. *Sull'origine e la struttura delle capsule ovifere di Murex trunculus L.* Arch. Zool. Ital. 35, 83-100.
- DULZETTO, L. F. - G. LABRUTO, 1950. *Ricerche biochimiche sulle capsule ovifere di Murex trunculus L.* Boll. Zool. 17, Suppl. 389-395.
- DUPOUY, J. 1964. *La tétrogénèse germinale mâle des gastéropodes et ses rapports avec l'oogénèse atypique et la formation des œufs nourriciers.* Arch. Zool. Exp. Gén. 103, 217-368.
- ELBERS, P. F. - J. G. BLUEMINK, 1960. *Pinocytosis in the developing egg of Limnaea stagnalis.* Exp. Cell. Res. 21, 619-621.
- VON ERLANGER, R. 1891. *Zur Entwicklung von Paludina vivipara. I. und II. Teil.* Morph. Jb. 17, 337-379; 636-677.
- 1891a. *Zur Entwicklung von Paludina vivipara (vorläufige Mitteilung).* Zool. Anz. 14, 68-70; 280-283.
- 1891b. *Zur Entwicklung von Bythinia tentaculata.* Zool. Anz. 14, 385-388.
- 1892. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gastropoden. Erster Teil: Zur Entwicklung von Bythinia tentaculata.* Mitt. Zool. Stat. Neapel, 10, 376-407.
- 1892a. *Mitteilungen über Bau und Entwicklung einiger mariner Prosobranchier.* Zool. Anz. 15, 465-468.
- 1892b. *On the paired nephridia of Prosobranchs, the homologies of the only remaining nephridium of most prosobranchs and the relations of the nephridia to the gonad and genital duct.* Quart. J. Micr. Sci. 33, 587-623.
- 1893. *Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung einiger mariner Prosobranchier. II. Über einige abnorme Erscheinungen in der Entwicklung der Cassidaria echinophora.* Zool. Anz. 16, 1-6.
- FADDA, G. 1924. *Origine, sviluppo e funzione degli pseudospermatozoi di Murex trunculus L.* R. Com. talassogr. ital. 112, 1-16.
- FARNIE, W. C. 1924. *The development of Amphibola crenata (Martyn).* Quart. J. Micr. Sci. 68, 453-469.
- FERNANDO, W. 1931. *The development of the kidney in Ampullaria (Pila) gigas.* Proc. Zool. Soc. London, 745-750.
- 1931a. *The origin of the mesoderm in the gastropod Viviparus (=Paludina).* Proc. Roy. Soc. London, 107, 381-390.

- FIORONI, P. 1962. *Die embryonale Entwicklung der Hautdrüsen und des Trichterorganes von Octopus vulgaris Lam.* Acta Anat. 50, 264-295.
- 1963. *Zur embryonalen und postembryonalen Entwicklung der Epidermis bei zehnnarmigen Tintenfischen.* Verh. Naturf. Ges. Basel, 74, 149-160.
- 1964. *Zum embryonalen Grössenwachstum bei Tintenfischen.* Rev. Suisse Zool. 71, 777-804.
- 1965. *Zur embryonalen Entwicklung und zum Schlüpfzustand von zwei mediterranen Nassa-Arten.* Rev. Suisse Zool. 72, 543-568.
- 1965a. *Zur embryonalen Entwicklung von Philbertia (Gastropoda, Prosobr., Conidae).* Verh. Naturf. Ges. Basel. 76, 207-219.
- 1966. *Un nouveau cas de rotation des œufs nutritifs chez un gastéropode prosobranché marin.* Vie et Milieu, 17, 109-119.
- 1966a. *Quelques aspects de l'embryogénèse des Prosobranches, (Mollusca, Gastropoda).* Vie et Milieu,
- FIORONI, P. - E. SANDMEIER, 1964. *Über eine neue Art der Nähreierbewältigung bei Prosobranchierveligern.* Vie et Milieu, Suppl. 17, 235-249.
- FISCHER, P. 1887. *Manuel de Conchyliologie.* Paris
- FISCHER, P. H. - A. RAFFY, 1933. *La ponte du Murex trunculus L.* Bull. Inst. Océan. Monaco, 618, 1-4.
- FOL, H. 1875. *Etudes sur le développement des Mollusques. Premier mémoire: Sur le développement des Ptéropodes.* Arch. Zool. Exp. Gén. 4, 1-214.
- 1876. *Etudes sur le développement des Mollusques. Second mémoire: Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes.* Arch. Zool. Exp. Gén. 5, 104-158.
- 1879/80. *Etudes sur le développement des Mollusques. Troisième mémoire: Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.* Arch. Zool. Exp. Gén. 8, 103-222.
- FRAENKEL, G. 1927. *Biologische Beobachtungen an Janthina.* Z. Morph. Ökol. Tiere, 7, 597-608.
- FRANC, A. 1939. *Existence de l'adelphophagie dans le développement de Pisania maculosa (Lmk).* C. R. Séan. Soc. Biol. 130, 65.
- 1940. *Recherches sur le développement d'Ocenebra aciculata Lamarck (Mollusque, Gastéropode)* Bull. biol. France Belg. 74, 327-345.
- 1943. *Etudes sur le développement de quelques prosobranches méditerranéens.* Thèse Alger.
- 1946/47. *Véligères et mollusques gastéropodes des baies d'Alger et de Banyuls.* J. Conch. 87, 13-35.
- 1948. *Sur la ponte et le développement de Murex Blainvillei Payr.* J. Conch. 88, 10-12.

- FRANC, A. 1948a. *Note sur deux Homalogyridés : H. fischeriana et H. atomus Gastéropodes, Prosobr.) et sur leur développement*. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 39, 142-145.
- 1949. *Notes histologiques sur la métamorphose de « Firoloida desmaresti » Lesueur (Mollusque, Hétéropode)*. Bull. Soc. Zool. France, 74, 141-146.
- 1950. *Ponte et larves planctoniques de Philbertia purpurea (Montague)*. Bull. Lab. Dinard, 33, 23-25.
- 1950a. *Structure et particularités histochimiques du nucléole des ovocytes de mollusques prosobranches*. C. R. Séan. Acad. Sci. 231, 1162-1163.
- 1951. *Ovogénèse et évolution nucléolaire chez les gastéropodes prosobranches*. Ann. Sci. Nat. 13, 135-142.
- FRETTER, V. 1943. *Studies in the functional morphology and embryology of Onchidella celtica (Forbes and Hanley) and their bearing on its relationships*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 25, 685-720.
- 1948. *The structure and life history of some minute prosobranchs of rockpools : Skeneopsis planorbis (Fabricius), Omalogyra atomus (Philippi), Rissoella diaphana (Alder) and Rissoella opalina (Jeffreys)*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 27, 685-720.
- FRETTER, V. - A. GRAHAM. 1962. *British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology*. London.
- GANAROS, A. E. 1958. *On the development of early stages of Urosalpinx cinerea (Say) at constant temperatures and their tolerance to low temperatures*. Biol. Bull. Woods Hole 114, 188-195.
- GANINE, M. 1873. *Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken*. Warschauer Univ. ber. 1, 115-171.
- GARSTANG, W. 1928. *The origin and evolution of larval forms*. Rep. Brit. Ass. 77-98.
- GEIGY, R. - A. PORTMANN, 1941. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge*. Naturwiss. 29, 734-743.
- GEORGE, I. C. - JURA, C. 1958. *A histochemical study on the capsule fluid of the egg of a land snail Succinea putris L.* Kon. Ned. Akad. Wet. Amsterdam, 61, 598-603.
- GERSCH, M. 1936. *Der Genitalapparat und die Sexualbiologie der Nordseetrochiden*. Z. Morph. Ökol. Tiere, 31, 106-150.
- GHOSE, K. CH. 1962. *The cleavage, gastrulation and germ layer formation in the giant land snail Achatina fulica*. Proc. Zool. Soc. Cal. 15, 47-55.
- 1962a. *Origin and development of the digestive system of the giant land snail Achatina fulica Bowdich*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh. B 68, 186-207.

- GHOSE, K. CH. 1963. *Embryogenesis and larval organs of the giant land snail Achatina fulica Bowdich*. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, B 69, 237-260.
- GIARD, A. 1875. *Sur l'embryologie du Lamellaria perspicua*. C. R. Acad. Sci. Paris, 80, 736-739.
- GIESE, M. 1915. *Der Genitalapparat von Calyptraea sinensis L., Crepidula linguiformis Lam. und Capulus hungaricus Lam.* Z. wiss. Zool., 114, 169-231.
- GIGLIOLI, M. E. C. 1949. *Some observations on the biology of the whelks P. heros and P. triseriata at Belliveau Core N. S.* Fish. Res. Bo. Canada Ms. Rep. Biol. Stat. 398, 1-140.
- 1952. *Further observations of the biology of whelks of the family Naticidae including Polinices*. Fish. Res. Bo. Canada Ms. Rep. Biol. Stat. 447, 1-74.
- 1955. *The egg masses of the Naticidae (Gastropoda)* J. Fish. Res. Bo. Canada, 12, 287-327.
- GLASER, O. C. 1906. *Über den Kannibalismus bei Fasciolaria tulipa (var. distans) und deren larvale Exkretionsorgane*. Z. wiss. Zool. 80, 80-121.
- 1907. *Pathological amitosis in the food-ova of Fasciolaria*. Biol. Bull. 13, 1-4.
- GETZE, E. 1938. *Bau und Leben von Caecum glabrum (Montagu)*. Zool. Jb. (Syst). 71, 55-122.
- GOHAR, H. A. F. - A. M. EISAWY, 1963. *The egg-masses and development of Trochus (Infundibulops) erythraeus Brocchi*. Publ. Mar. Biol. St. Al-Ghardaqa (Red-Sea), 12, 191-203.
- GONOR, J. J. 1964. *Egg capsules and young of the gastropod Pyrolofusus deformis (Neptuneidae) at Barrow, Alaska*. Arct. J. Arct. Inst. N. Amer. 17, 48-51.
- GOODRICH, C. G. 1942. *The american species of Viviparus*. Nautilus 55, 82-92.
- 1942a. *Observations upon a Florida form of Viviparus*. Nautilus, 55, 115-118.
- HABE, T. 1953. *Studies on the egg and larvae of the Japanese gastropods (4)*. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 3, 161-167.
- 1960. *Egg masses and egg capsules of some Japanese marine Prosobranchs*. Bull. biol. St. Asamushi, 10, 121-126.
- HADDON, A. C. 1882. *Notes on the development of Mollusca*. Quart. J. Micr. Sci. 22, 367-370.
- HAMATANI, I. 1960 ff. *Notes on veligers of Japanese Opisthobranchs*. Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 8, 307-315 (1960), 9, 67-79, 353-361 (1961), 10, 283-292 (1962), 11, 125-130 (1963).
- HANCOCK, D. A. 1956. *The structure of the capsule and the hatching process in Urosalpinx cinerea (Say)*. Proc. Zool. Soc. London 127, 565-571.

- HANKS, J. E. 1963. *Reproduction and larval development of the New England clamdrill Polinices duplicatus (Say); (Naticidae, Gastropoda)*. Proc. 16th Int. Congr. Zool. 16, 227.
- HENKING, H. 1894. *Beiträge zur Kenntnis von Hydrobia ulvae und deren Brutpflege*. Ber. Natf. Ges. Freiburg 8, 89-110.
- HERTLING, H. 1928/30. *Beobachtungen und Versuche an den Eiern von Littorina und Lacuna, Bedeutung der Eihüllen. Entwicklung im natürlichen und abgeänderten Medium*. Wiss. Meeresunt. (NF) Helgoland, 17, 1-49.
- 1931. *Über den Einfluss des veränderten Mediums auf die Entwicklung von Lacuna divaricata, besonders auf die Bildung der Schale*. Wiss. Meeresunt. (NF) Helgoland, 18, 1-27.
- 1932. *Zur Kenntnis des Laichbandes und der Veligerlarven von Natica pulchella Risso*. Zool. Anz. 100, 95-100.
- HERTLING, H. - W. E. ANKEL, 1927. *Laich und Jugendformen von Littorina und Lacuna*. Wiss. Meeresunt. (NF) Helgoland, 16, 1-14.
- HESS, O. 1955. *Die ersten Furchungsteilungen bei Bithynia tentaculata L.* Natw. 42, 398.
- 1955a. *Die Entwicklung von Halbkeimen bei Bithynia tentaculata L.* Natw. 42, 398.
- 1956. *Beobachtungen zur Normogenese des Süßwasser-Prosobranchiers Bithynia tentaculata L.* Biol. Zbl. 75, 664-682.
- 1956a. *Die Entwicklung von Halbkeimen bei dem Süßwasser-Prosobranchier Bithynia tentaculata L.* Roux Arch. Entw. mech. 148, 336-361.
- 1956b. *Die Entwicklung von Exogastrulakeimen bei dem Süßwasser-Prosobranchier Bithynia tentaculata L.* Roux Arch. Entw. mech. 148, 474-488.
- 1956c. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an dem Süßwasser-Prosobranchier Bithynia tentaculata L.* Verh. dtsh. Zool. Ges., 265-271.
- 1962. *Entwicklungsphysiologie der Mollusken*. Fortschr. Zool. 14, 130-163.
- HEYMONS, R. 1893. *Zur Entwicklungsgeschichte von Umbrella mediterranea Lam.* Z. wiss. Zool. 56, 245-298.
- HIRASE, S. 1928. *Eiablage von Rapana thomasiana Crosse*. Arch. Moll. Kde 60, 173-178.
- HOFFMANN, W. 1902. *Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis Lam.* Z. wiss. Zool. 72, 657-720.
- HORSTMANN, H. J. 1958. *Sauerstoffverbrauch und Trockengewicht der Embryonen von Lymnaea stagnalis L.* Z. vgl. Physiol. 41, 390-404.
- HUBENDICK, B. 1952. *Veloplacenta, a new genus of prosobranchiate Mollusca*. Arch. Zool. Stockholm, 3, 179-184.

- HYMAN, O.W. 1923. *Spermic dimorphism in Fasciolaria tulipa*. J. Morph. 37, 307-383.
- 1925. *Natural partial fertilization in Fasciolaria tulipa*. J. Morph. 41, 267-281.
- JACOB, J. 1954. *Parthenogenesis and allopolyploidy in the melaniid snails (Gastropoda-Prosobranchia)*. Curr. Sci. 23, 56-58.
- 1955. *Studies in the cytology of Melaniidae with special reference to parthenogenesis and polyploidy*. Annamalai Univ. Thesis.
- JEFFREYS, G. 1863/69. *British Conchology*. 5 Bde.
- JEZIKOW, J. 1936. *Einige Betrachtungen über die Typen der Entwicklung von Metazoen aus dem Ei*. C. R. Acad. Sci. U.R.S.S. NS. 22.
- JOURDAIN, M. S. 1884. *Sur le développement du tube digestif des Limaciens*. C. R. Acad. Sci. Paris, 98, 1553-1558.
- 1884a. *Sur les organes segmentaires et le podocyste des embryons des Limaciens*. C. R. Acad. Sci. Paris 98, 308-310.
- JOYEUX-LAFFUE, J. 1882. *Organisation et développement de l'Oncidie, Oncidium celticum Cuv.* Arch. Zool. Exp. gén. 16, 225-383.
- ISHIKI, H. 1936. *Sex changes in the Japanese slipper limpets, Crepidula aculeata and Crepidula walshi*. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. 4, 91-99.
- JOHANSSON, J. 1951. *On the embryology of Viviparus and its significance for the phylogeny of the Gastropoda*. Ark. Zool. Andra. 1, 173-177.
- IVANOV, A. V. 1949. *Structure et développement du gastropode endoparasite Parenteroxenos doglieli A. Ivanov*. Izvest. Akad. Nauk. U.S.S.R. Biol. 2, 109-134.
- JURA, C. - J. C. GEORGE, 1958. *Observations on the jelly mass of the eggs of three molluscs, Succinea putris, Lymnaea stagnalis and Planorbis corneus with special reference to metachromasia*. Kon. Ned. Akad. Wet. Amsterdam, 590-594.
- KNIGHT-JONES, E. W. 1954. *Relations between metachronism and the direction of ciliary beat in metazoa*. Quart. J. Micr. Sci. 95, 503-521.
- KNUDSEN, J. 1950. *Egg capsules and development of some marine proso-branches from tropical West Africa*. Atlantide-Rep. 1, 85-130.
- KOHN, A. J. 1961. *Studies on spawning behavior, egg masses and larval development in the Gastropod genus Conus: Part I. Observations on nine species in Hawaii*. Pacific Sci. 15, 163-179.
- 1961a. *Studies on spawning behavior, egg masses and larval development in the Gastropod genus Conus. Part. II. Observations in the Indian Ocean during the Yale Seychelles expedition*. Bull. Bingham. Ocean. Coll. 17, 1-51.

- KOREN, J. - D. C. DANIELSSEN, 1851. *Bidrag til Pectinibranchiernes Udviklingshistorie*. Bergen.
- KORSCHULT, E. 1892. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. I. Die Entstehung des Darmkanals und Nervensystems in Beziehung zur Keimblätterfrage*. Festschr. R. Leuckart (Leipzig), 345-373.
- KORSCHULT, E. - K. HEIDER, 1936. *Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere*. 2. Bd. Jena.
- KOSTITZINE, J. 1940. *Sur la ponte de la pourpre*. Bull. Soc. Zool. France 65, 80-84.
- KROHN, A. 1853. *Über einen neuen mit Wimpersegeln versehenen Gastropoden*. Arch. Natges. 19, 223-235.
- 1855. *Nachtrag zu dem Aufsatz über Echinospira diaphana*. Arch. Natges. 21, 1-5.
- 1857. *Fernere Nachträge zu dem Aufsatz über die Echinospira nebst Beobachtungen über eine ihr verwandte Larve*. Arch. Natges. 23, 252-261.
- 1860. *Beiträge zur Entwicklung der Pteropoden und Heteropoden*. Leipzig.
- KÜNKEL, K. 1916. *Zur Biologie der Landschnecken*. Heidelberg.
- KUNZ, Y. 1964. *Morphologische Studien über die embryonale und post-embryonale Entwicklung bei Teleostiern mit besonderer Berücksichtigung des Dottersystems und der Leber*. Rev. Suisse Zool. 71, 445-525.
- DE LACAZE-DUTHIER, H. 1865. *Mémoire sur l'anatomie et l'embryologie du Vermet*. Ann. Sci. Nat. 4. Sér. 13, 243-245.
- DE LACAZE-DUTHIER, H. - G. PRUVOT, 1887. *Sur un œil anal larvaire des Gastéropodes Opisthobranches*. C. R. Acad. Sci. Paris 105, 707-710.
- LAMY, E. 1928. *La ponte chez les Gastéropodes Prosobranches*. J. Conch. 72, 25-52, 80-126, 161-196.
- 1929. *La ponte chez les Gastéropodes pulmonés*. J. Conch. 73.
- LANGERHANS, P. 1873. *Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchia*. Z. wiss. Zool. 23, 171-180.
- LANKESTER, E. R. 1874. *Observations on the development of the pond-snail (Lymnaea stagnalis) and on the early stages of other mollusca*. Quart. J. Micr. Sci. 14, 365-391.
- 1875. *Contributions to the developmental history of the mollusca*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 165, 1-48.
- 1875a. *Observations on the development of Cephalopoda*. Quart. J. Micr. Sci. 15, 37-47.
- DE LARAMBERQUE, M. 1957. *Quelques aspects de la métamorphose chez les Gastéropodes*. Act. Soc. Linn. Bordeaux, 97, 1-11.
- LAURSEN, D. 1953. *Das Genus Janthina*. Dana-Rep. 38, 1-40.
- LEBOUR, M. 1931. *The larval stages of Nassarius reticulatus and Nassarius incrassatus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 17, 797-818.

- LEBOUR, M. 1931a. *The larval stages of Trivia europaea*. J. Mar. biol. Ass. U. K. 17, 819-832.
- 1932/33. *The eggs and larvae of Philbertia gracilis Montagu*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 18, 507-510.
- 1933. *The larval stages of Erato voluta (Montagu)*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 18, 485-490.
- 1933a. *The importance of larval mollusca in the plankton*. J. Con. Inter. Explor. Mer. 8, 335-343.
1934. *Rissoid larvae as food of the young herring. The eggs and larvae of the Plymouth Rissoidae*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 19, 523-540.
- 1934a. *The eggs and larvae of some British Turridae*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 19, 541-554.
- 1935. *The Echinospira larvae (Mollusca) of Plymouth*. Proc. Zool. Soc. London, 163-174.
- 1936. *Notes on the eggs and larvae of some Plymouth Prosobranchs*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 20, 547-566.
- 1938. *The eggs and larvae of the British Prosobranchs with special reference to those living in the plankton*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 22, 105-166.
- 1945. *The eggs and larvae of some Prosobranchs from Bermuda*. Proc. Zool. Soc. London, 114, 462-489.
- LEREBoullet, A. 1862. *Embryologie du limnée des étangs (Lymnaea stagnalis Lam.)*. Ann. Sci. Nat. 4. Sér. Zool. 18, 87-211.
- LEYDIG, F. 1850. *Über Paludina vivipara*. Z. wiss. Zool. 2, 125-197.
- LINKE, O. 1933. *Der Laich von Skeneopsis planorbis O. Fabricius. (Gastrop. Prosobranchier)*. Zool. Anz. 103, 307-311.
- 1933a. *Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Nordseelittorinen*. Wiss. Meeresunt. (NF) Helgoland 19, 3-52.
- 1934. *Über die Beziehungen zwischen Keimdrüse und Soma bei Prosobranchiern*. Verh. dtsh. Zool. Ges., 164-175.
- 1934a. *Beiträge zur Sexualbiologie der Littorinen*. Z. Morph. Ökol. Tiere, 28, 170-177.
- 1935. *Der Laich von Littorina (Melaraphe) neritoides (L.)*. Zool. Anz. 112, 57-62.
- 1935a. *Zur Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der Süßwasserlittorinide Crennoconchus syhadrensis Blandford*. Arch. Natges. (NF) 4, 72-87.
- LINDSTROM, G. 1855. *Bidrag till kännedomen am Österjöns invertebrol fauna*. Oef. Kongl. Vetens. Akad. Förh. 2, 68-71.
- LO BIANCO, S. 1888/89. *Notize biologiche riguardante specialmente il periodo di maturita sessuale degli animali del golfo di Napoli*. Mitt. Zool. Stat. Neapel 8, 385-440, (1888), 13, 448-573 (1889).

- LOVEN, S. 1841. *Bidrag till kännedomen of molluskernas urveckling*. Kongl. Vetenskaps-Academiens Handlingar for ar 1839, Stockholm.
- LOWRANCE, E. 1934. *On the early development of Stagnicola kingi (Meek.)*. Bull. Univ. Utah 24, (Biol. Ser. 2 (5)), 1-21.
- LUND, P. W. 1834. *Recherches sur les enveloppes d'œufs des mollusques gastéropodes pectinibranches*. Ann. Sci. Nat. Zool. 1, 84-112.
- MC BRIDE, E. W. 1914. *Textbook of Embryology. Vol. I: Invertebrata*, London.
- MC MURRICH, J. P. 1886. *A contribution to the embryology of the Prosobranch Gasteropods*. Zool. Lab. John Hopk. Univ. Sc. Res. 3, 403-450.
- 1896. *The yolk lobe and centrosome of Fulgur carica*. Anat. Anz. 12, 534-539.
- MANGOLD, K. 1963. *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la mer catalane*. Vie et Milieu. Suppl. Vol. 13, 1-285.
- MARCUS, E. - E. MARCUS. 1959. *On the reproduction of "Olivella"*. Bol. Fac. Fil. Ciênc. Letr. Univ. São Paulo, 232, Zool. 22, 189-200.
- 1963. *On brazilian supralittoral and brackish water snails*. Bol. Inst. Ozean. 13, 41-52.
- 1964. *On Cerithium atratum (Born 1878) (Gastropoda, Prosobranchia)*. Bull. Mar. Sc. Gulf Caribbean, 14, 494-510.
- MARTOJA-PIERSON, M. 1958. *Données histochimiques sur le vitellus de Buccinum undatum L.* Bull. Soc. Zool. France, 83, 248-249.
- MAZZARELLI, G. 1892. *Bemerkungen über die Analnieren der freilebenden Larven der Opisthobranchier*. Biol. Cbl. 18, 767-773.
- 1898. *Intorno al preteso occhio anale delle larve degli opisthobranchi*. Rend. R. Accad. Lincei, Cl. Sci. Fis. mat. nat. 1, ser. 59.
- MEAD, A. 1893. *The early development of marine annelids*. J. Morph. 13.
- MEISENHEIMER, J. 1896. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. I. Furchung und Keimblätterbildung*. Z. wiss. Zool. 62, 415-468.
- 1898. *Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. II. Die Larvenperiode*. Z. wiss. Zool. 63, 573-664.
- 1899. *Zur Morphologie der Urnieren der Pulmonaten*. Z. wiss. Zool. 65, 709-724.
- DE MEURON, P. 1884. *Sur les organes rénaux des embryons d'Helix*. C. R. Acad. Sci. Paris, 98, 693-695.
- MEYER, K. O. 1955. *Naturgeschichte der Strandschnecke Ovatella myosotis (Oraparnaud)*. Arch. Moll'kde, 84, 1-43.
- MOQUIN-TANDON, A. 1852. *Notice sur les œufs de la Nerite fluviatile*. J. Conch. 3, 25-26.

- MORGAN, T. H. 1933. *The formation of the antipolar lobe in Ilyanassa*. J. exp. Zool. 64, 433-467.
- 1936. *Further experiments on the formation of the antipolar lobe of Ilyanassa*. J. exp. Zool. 74, 381-425.
- MORITZ, C. E. 1938. *The anatomy of the gasteropod Crepidula adunca Sowerby*. Univ. Calif. Publ. Zool. 43, 83-92.
- 1939. *Organogenesis in the Gasteropod Crepidula adunca Sowerby*. Univ. Calif. Publ. Zool. 43, 217-248.
- MORRISON, J. P. E. 1953. *Demonstration of the egg-masses of Detracia floridana (Pfeiffer)*. Amer. Mal. Univ. Ann. Rep. 6, 15-16.
- 1958. *The primitive life history of some salt marsh snails*. Amer. Mal. Univ. Ann. Meet. 24, 2-6.
- MURAYAMA, S. 1935. *On the development of the Japanese abalone, Haliotis gigantea*. J. Coll. Agric. Tokyo, 13, 227-233.
- NAEF, A. 1924/28. *Die Cephalopoden*. Fauna Flora Golfo Napoli, 35,
- NAGARAJA, S. 1942. *Development of Pila virens (Lamarck) with reference to organogeny*. Annamalai Univ. Thesis.
- NATARAYAN, A. V. 1957. *Studies on the egg masses and larval development of some Prosobranchs from Gulf of Mannar and the Palk Bay*. Proc. Ind. Ac. Sci. Lev. B, 46, 170-228.
- NEKRASSOW, A. D. 1928. *Vergleichende Morphologie der Laiche von Süßwassergastropoden*. Z. Morph. Ökol. Tiere, 13, 1-35.
- ODHNER, N. H. 1914. *Notizen über die Fauna der Adria bei Rovigno. Beiträge zur Kenntnis der marinen Molluskenfauna von Rovigno in Istrien*. Zool. Anz. 44, 156-170.
- 1932. *Zur Morphologie und Systematik der Fissurelliden*. Jen. Z. Natw. 67, 292-309.
- OLDFIELD, E. 1959. *The embryology of Lasea rubra (Montagu) and the functional morphology of Kellia suborbicularis (Montagu); Montacuta ferruginosa (Montagu) and M. substriata (Montagu)*. London, Thesis.
- VON ORELLI-SCHÜTZ, E. 1961. *Untersuchungen über die Entwicklung der Spinnen mit besonderer Berücksichtigung der Histogenese des Mitteldarmes*. Verh. Naturf. Ges. Basel, 72, 265-319.
- ORTON, J. H. 1928. *Observations on Patella vulgata. Part I: Sex phenomena, breeding and shellgrowth*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 15, 851-862.
- ORTON, J. H. - A. J. SOUTHWARD - J. M. DODD, 1956. *Studies on the biology of limpets. Part II: The breeding of Patella vulgata L. in Britain*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 35, 149-176.
- OSBORN, H. L. 1884/86. *Development of the gill in Fasciolaria*. Zool. Lab. John Hopk. Univ. Sc. Res. 3, 217-226.
- 1904. *Amitosis in the embryo of Fasciolaria*. Amer. Nat. 38, 869-884.

- OSTERGAARD, J. M. 1950. *Spawning and development of some Hawaiian marin Gastropods*. Pacific Sci. 4, 75-115.
- OTTO, H. - C. TOENNIGES, 1906. *Untersuchungen über die Entwicklung von Paludina vivipara*. Z. wiss. Zool. 80, 411-514.
- OWRE, H. B. 1964. *Observations on development of the Heteropod Molluscs Pterotrachea hippocampus and Firoloida desmaresti*. Bull. mar. Sci. Gulf Caribbean, 14, 529-538.
- PATTEN, W. 1885. *Artificial fecondation in the Mollusca*. Zool. Anz. 8, 236-237.
- 1886. *The embryology of Patella*. Arb. Zool. Inst. Wien, 6, 149-174.
- PELSENEER, P. 1910. *Recherches sur l'embryologie des Gastéropodes*. Mém. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. Sér. 2, 3, 1-163.
- 1914. *Ethologie de quelques Odostomia et d'un Monstrillide parasite de l'un d'eux*. Bull. Sci. France Belg. Sér. 7, 48, 1-14.
- 1926. *Notes d'embryologie malacologique. Ponte et développement de Cypraea europaea, Triforis perversa et Lucina lactea*. Bull. Biol. France Belg. 60, 88-112.
- 1932. *La métamorphose préadulte des Cypraeidae*. Bull. Biol. France Belg. 66, 149-163.
- 1935. *Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des Mollusques*. Publ. Fond. A. de Potter, Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. I, 1-662.
- 1935a. *Evolution phylogénétique de la ponte chez les Mollusques*. C. R. Congr. Sci. Bruxelles, 2, 548-561.
- PETIT, G. - J. RISBEC, 1929. *Sur la ponte de quelques Gastéropodes Prosobranches*. Bull. soc. Zool. France, 54, 564-570.
- PICKFORD, G. E. - B. H. MC CONNAUGHEY, 1949. *The Octopus bimaculatus problem: a study in sibling species*. Bull. Bingham Ocean. Coll. 12, 1-66.
- PORTMANN, A. 1925. *Der Einfluss der Nähreier auf die Larvenentwicklung von Buccinum und Purpura*. Z. Morph. Ökol. Tiere, 3, 526-541.
- 1926. *Le rôle du spermatozoïde atypique dans la formation des œufs nourriciers de Buccinum undatum*. Arch. Zool. 65, 103-124.
- 1926a. *Der embryonale Blutkreislauf und die Dotterresorption bei Loligo vulgaris*. Z. Morph. Ökol. Tiere, 5, 406-423.
- 1927. *Die Nähreierbildung durch atypische Spermien bei Buccinum undatum L.* Z. Zellforsch. 5, 230-243.
- 1930. *Die Larvalnieren von Buccinum undatum L.* Z. Zellforsch. 10, 401-440.
- 1930a. *Die Entstehung der Nähreier bei Purpura lapillus durch atypische Befruchtung*. Z. Zellforsch. 12, 167-178.
- 1930b. *Die atypische Spermatogenese bei Buccinum undatum L. und Purpura lapillus L. Ein Beitrag zur Analyse des Spermidiemorphismus der Prosobranchier*. Z. Zellforsch. 12, 307-326.

- PORTMANN, A. 1932. *Die Larvenmerkmale des Darmkanales von Fusus*. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 387-389.
- 1955. *La métamorphose « abritée » de Fusus (Gastr. Prosobranches)*. Rev. Suisse Zool. 62 (Suppl.) 236-252.
- 1960. *Généralités sur les Mollusques*. Traité de Zool. (Grassé) V (2), 1625-1654.
- PORTMANN, A. - A. M. BIDDER, 1928. *Yolk-absorption in Loligo and the function of the embryonic liver and pancreas*. Quart. J. Micr. Sci. 72, 301-324.
- PORTMANN, A. - E. SANDMEIER, 1965. *Die Entwicklung von Vorderdarm, Macromeren und Enddarm unter dem Einfluss von Nähr-eiern bei Buccinum, Murex und Nucella (Gastrop. Prosobranchia)*. Rev. Suisse Zool. 72, 187-204.
- RABL, C. 1875. *Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten*. Jen. Z. Natw. 9, 195-240.
- 1879. *Über die Entwicklung der Tellerschnecke*. Morph.Jb., 5, 562-660.
- 1883. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier*. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, 87, 45-60.
- RANJAH, A. R. 1942. *The embryology of the Indian apple-snail, Pila globosa (Swainson)-Mollusca, Gastropoda*. Rec. Ind. Mus. Calcutta 44, 217-322.
- RAMAMOORTHY, K. 1955. *Studies in the embryology and development of some Melaniid snails*. J. Zool. Soc. India 7, 25-34.
- RASMUSSEN, E. 1944. *Faunistic and biological notes on marine Invertebrates I*. Vid. Medd. Dansk. Nat. For. 107, 207-233.
- 1951. *Faunistic and biological notes on marine Invertebrates II. The eggs and larvae of some Danish marine Gastropods*. Vid. Medd. Dansk. Nat. For. 113, 201-249.
- RAVEN, CHR. P. 1958. *Morphogenesis: The analysis of molluscan development*. London.
- 1961. *Oogenesis: The storage of developmental information*. London.
- REICHENBACH, H. 1886. *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebsses*. Abh. Senckenb. Ges. Frankfurt, 14, 1-137.
- RHEIN, A. 1935. *Diploide Parthenogenese bei Hydrobia jenkinsi Smith (Prosobranchia)*. Nat.wiss. 23, 100.
- RHO, F. 1888. *Studi sullo sviluppo della Chromodoris elegans*. Atti R. Acad. Sci. Fis. Mat. Napoli, 1, 1-7.
- RIEDL, R. 1960. *Beiträge zur Kenntnis der Rhodope veranii. Teil II: Entwicklung*. Z. wiss. Zool. 163, 237-316.
- RIES, E. - M. GERSCH, 1936. *Die Zelldifferenzierung und Zellspezialisierung während der Embryonalentwicklung von Aplysia limacina L. Zugleich ein Beitrag zu Problemen der vitalen Färbung*. Pubbl. Staz. Zool. Napoli 15, 223-273.

- RISBEC, J. 1921. *Note sur la reproduction de quelques Prosobranches néo-calédoniens*. Ann. Inst. Océan. 10, 23-33.
- 1928. *Contribution à l'étude des Nudibranches néo-calédoniens*. Faune Col. Franç. 2, 1-328.
- 1932. *Note sur la ponte et le développement de Mollusques Gastéropodes de Nouvelle-Calédonie*. Bull. Soc. Zool. France 57, 358-375.
- 1935. *Biologie et ponte de Mollusques Gastéropodes néo-calédoniens*. Bull. Soc. Zool. France 60, 387-417.
- 1937. *Les irrégularités et les anomalies du développement embryonnaire chez Murex erinaceus L. et chez Purpura lapillus L.* Bull. Lab. Mar. Dinard, 17, 25-38.
- ROBERT, A. 1902. *Recherches sur le développement des Troques*. Arch. Zool. Exp. Gén. 3, Sér. 10, 269-538.
- ROBERTSON, R. 1958. *Observations on the spawn and veligers of conchs (Strombus) in the Bahamas*. Proc. Mal. Soc. London, 33, 164-171.
- ROGER, E. J. 1934. *Morphologie de l'oothèque et processus d'éclosion chez Theodoxa*. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, 6, 186-188.
- ROSE, M. 1926. *Y a-t-il une double spermatogénèse chez certains Céphalopodes?* Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord, 17, 226-229.
- ROTHSCHILD, M. 1940. *Rearing animals in captivity for the study of trematode life histories II*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 24, 613-18.
- SACARRÃO, G. F. 1952. *Ontogenetic evolution in the embryo-yolk organ relations of Cephalopoda*. Arg. Mus. Bocage 23, 39-42.
- 1952a. *Remarks on gastrulation in Cephalopoda*. Arg. Mus. Bocage, 23, 43-45.
- 1952b. *The meaning of gastrulation*. Arg. Mus. Bocage 23, 47-68.
- 1952c. *La conception du stade gastrula et la gastrulation*. Rev. Fac. Ciênc. Lisboa, 2. Sér. 2, 163-170.
- 1953. *Sur la formation des feuilletts germinatifs des Céphalopodes et les incertitudes de leur interprétation*. Rev. Fac. Ciênc. Lisboa, 2. Sér. 3, 311-364.
- 1956. *Sobre a evolução ontogenética das relações embrião-órgão vitelino nos Cefalopodos*. Arg. Mus. Bocage 26, 1-126.
- 1960. *Sur quelques aspects des rapports entre l'ontogénie et l'évolution chez les Céphalopodes (Dibranchiata)*. Rev. Fac. Ciênc. 2. Sér. 8, 167-202.
- 1962. *On the position of the ontogeny of Cephalopods in relation to the development of the other Molluscs*. Rev. Fac. Ciênc. 2. Sér. 10, 5-54.
- SACHWATKIN, V. A. 1926. *Die Embryonalentwicklung von Bithynia ventricosa Gray*. Mem. Uni. Etat Extrême-Orient 8, 1-51.

- SALENSKY, W. 1872. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier*. Z. wiss. Zool. 22, 428-454.
- 1885. *Etudes sur le développement du Vermet*. Arch. Biol. 6, 655-759.
- SARASIN, P. 1882. *Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata*. Arb. Zool. Inst. Würzburg 6, 1-68.
- SARASIN, P. - F. SARASIN, 1888. *Entwicklungsgeschichte der Helix waltoni*. Erg. Forsch. Ceylon, Bd. 1.
- SAUNDERS, A. M. C. - M. POOLE, 1910. *The development of Aplysia punctata*. Quart. J. Micr. Sci. 55, 497-539.
- SCHAEFER, W. 1955. *Ueber die Bildung der Laichballen der Wellhornschnecke*. Nat. Volk. 85, 92-97.
- SCHELTEMA, R. 1962. *Pelagic larvae of New England Intertidal Gastropods I. Nassarius obsoletus Say and Nassarius vibex Say*. Trans. Micr. Soc. 81, 1-11.
- SCHMIDT, F. 1895. *Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren*. Zool. Jb. (Anat.) 8, 318-341.
- SCHMIDT, G. A. 1964. *Embryonic development of littoral nemertines Lineus deson (mihi species nova) and Lineus ruber (O. F. Müller, 1774, G. A. Schmidt 1945) in connection with ecological relation changes of mature individuals when forming the new species Lineus ruber*. Zool. Poloniae, 14, 75-122.
- SCHWANWITSCH, B. N. 1946. *On the metamorphosis of the female of the parasitic Gastropod Entocolax*. C. R. Acad. Sci. U.R.S.S. 54, 93-96.
- SELENKA, E. 1871. *Entwicklung von Tergipes claviger*. Niederl. Arch. Zool. 1, 1-10.
- 1872. *Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus*. Niederl. Arch. Zool. 1, 211-218.
- SEMPER, C. 1862. *Entwicklungsgeschichte der Ampullaria polita Deshayes*. Utrecht.
- SESHAPPA, G. 1947. *Oviparity in Littorina saxatilis (Olivi)*. Nature 160, 335-336.
- SIEWING, R. 1964. *Zur Frage der Homologie ontogenetischer Prozesse und Strukturen*. Verh. dtsch. Zool. Ges., 51-95.
- SMITH, F. G. W. 1935. *The development of Patella vulgata*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 225, 95-125.
- SOLLAUD, E. 1922. *Embryogénie des Crustacés décapodes (Palaemon)*. Bull. Biol. Suppl. 5, 1-234.
- STAIGER, H. 1950. *Zur Determination der Nöhreier bei Prosobranchiern*. Rev. Suisse Zool. 57, 496-503.
- 1951. *Cytologische und morphologische Untersuchungen zur Determination der Nöhreier bei Prosobranchiern*. Z. Zellforsch. 35, 495-549.
- 1954. *Der Chromosomendimorphismus beim Prosobranchier Purpura lapillus in Beziehung zur Ökologie der Art*. Chromosoma 6, 419-478.

- STEPHENSON, T. A. 1924. *Notes on Haliotis tuberculata*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 13, 480-495.
- STINSON, R. H. 1946. *Observations on the natural history of clam drills*. Fish. Res. Bo. Canada Ms. Rep. Biol. Stat. 383, 1-63.
- SUZUKI, S. 1935. *On the larval development of Crepidula pilosus Deshayes*. Bot. Zool. 3, 1193-1195.
- TEICHMANN, E. 1903. *Die frühe Entwicklung der Cephalopoden*. Verh. dtsch. Zool. Ges. 13, 42-52.
- TESCH, J. J. 1949. *Heteropoda*. Dana Rep. 34, 1-53.
- THIELE, J. 1931. *Handbuch der systematischen Weichtierkunde*. Bd. 1, Jena.
- THOMPSON, T. E. 1958. *The natural history, embryology, larval biology and post-larval development of Adalaria proxima (Alder and Hancock) (Gastr. Opisthobranchia)*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 242, 1-58.
- THORSON, G. 1935. *Studies on the egg-capsules and development of arctic marine Prosobranchs*. Medd. Grønland, 100, 1-71.
- 1936. *The larval development, growth and metabolism of arctic marine bottom invertebrates, compared with those of other seas*. Medd. Grønland 100, 1-155.
- 1940. *Notes on the egg-capsules of some north-atlantic Prosobranchs of the genus Trochelia, Chrysodomus, Volutopsis, Sipho and Trophon*. Vidensk. Medd. Dansk. nat. for. 104, 251-262.
- 1940a. *Studies on the egg masses and larval development of Gastropoda from the Iranian Gulf*. Dan. Sci. Invest. Iran. 2, 159-238.
- 1946. *Reproduction and larval development of Danish marine bottom Invertebrates with special reference to the planctonic larvae in the Sound (Øresund)*. Medd. Kom. Danm. Fisk. Hav. Plankt. 4, 1-523.
- 1950. *Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates*. Biol. Rev. 25, 1-45.
- TOENNIGES, C. 1896. *Über die Bildung des Mesoderms bei Paludina vivipara*. Z. wiss. Zool. 61, 541-605.
- TORREY, J. C. 1903. *The early embryology of Thalassema melitta Conn.* Ann. N. Y. Acad. Sci. 14, 165-246.
- TRINCHESE, S. 1881. *Per la fauna marittima italiana. Aeolididae e famiglie affini*. Atti R. Acad. Lincei Cl. Sci. Fis. Mat. Nat. Ser. 3, 11.
- VANEY, C. 1913. *L'adaptation des Gastéropodes au parasitisme*. Bull. Sci. France Belg. Sér. 7, 47, 1-87.
- VAYSSIÈRE, A. 1900. *Note sur un nouveau cas de condensation embryogénique observé chez le Pelta coronata, type de Tectibranchie*. Zool. Anz. 23, 286-288.

- VESTERGAARD, K. 1935. *Über den Laich und die Larven von Scalaria communis (Lam.), Nassarius pygmaeus (Lam.) und Bela turricola (Mont)*. Zool. Anz. 109, 217-222.
- VIALLETON, M. L. 1888. *Recherches sur les premières phases du développement de la Seiche (Sepia officinalis)*. Thèse Paris.
- WATASE, S. 1891. *Studies on Cephalopods. (I. Cleavage of the ovum)*. J. Morph. 4, 247-302.
- WEBER, H. 1954. *Grundriss der Insektenkunde*. 3. Aufl. Stuttgart.
- WERNER, B. 1955. *Über die Anatomie, die Entwicklung und Biologie des Veligers und der Veliconcha von Crepidula fornicata L. (Gastropoda, Prosobranchia)*. Wiss. Meeresunt. Helgoland, 5, 169-217.
- WESENBERG-LUND, C. 1909. *Über pelagische Eier, Dauerzustände und Larvenstadien der pelagischen Region des Süßwassers*. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 2, 424-448.
- WIERZEJSKI, A. 1905. *Embryologie von Physa fontinalis L.* Z. wiss. Zool. 83, 502-706.
- WILLCOX, M. A. 1898. *Zur Anatomie von Acmaea fragilis*. Jen. Z. Natw. 32, 411-456.
- WIRZ, K. 1959. *Etude biométrique du système nerveux des Céphalopodes*. Bull. Biol. France Belg. 93, 78-117.
- DE WITT, R. M. 1954. *Reproduction, embryonic development and growth in the pond snail Physa gyrina Say*. Trans. Amer. Micr. Soc. 73, 124-137.
- WOLFSON, W. 1880. *Die embryonale Entwicklung des Lymnaeus stagnalis*. Bull. Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg 26, 79-97.
- 1907. *The causation of maturation in the eggs of limpets by chemical means*. Biol. Bull. Wood's Hole 13, 344-350.
- WOODARD, T. M. 1942. *Development of the nurse-cells of Littorina irroratus (Say)*. Trans. Amer. Micr. Soc. 61, 361-372.
-

Analyse expérimentale de l'origine de l'endoblaste embryonnaire chez les oiseaux *

par

S. P. MODAK **

Laboratoire d'embryologie expérimentale,
Institut d'anatomie, Université de Genève

Avec 6 figures dans le texte
et 2 planches hors-texte

INTRODUCTION

La formation du feuillet interne reste l'un des problèmes les plus controversés de la littérature embryologique. Depuis PANDER (1817), qui le premier aborda cette question, de nombreux auteurs s'en sont préoccupés. Longtemps elle ne fut étudiée qu'à l'aide d'observations morphologiques et ce n'est que peu avant la dernière guerre que l'on a fait appel à l'expérimentation. Toutefois, faute de techniques adéquates, ces approches expérimentales n'ont fait qu'augmenter la confusion. Il en résulta de vives polémiques qui actuellement ne se sont pas encore apaisées. Par conséquent, nous présenterons ici un aperçu critique de la littérature concernant cette question, afin

* Travail partiellement subventionné par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

** Adresse actuelle: Oak Ridge National Laboratory, Biology Division, Oak Ridge, Tennessee (U.S.A.).

de dégager en quoi consistent les théories qui s'affrontent et quelle est la valeur des observations sur lesquelles elles reposent.

Plusieurs modes de formation de l'endoblaste ont été proposés. Schématiquement, nous pouvons distinguer deux théories principales. Selon la première, le feuillet interne se formerait par *délamination*, tandis que d'après la seconde, il se constituerait grâce à un *processus d'enroulement* sur le pourtour du jeune blastodisque. Notons d'emblée que, depuis les expériences de HUNT (1937*a* et *b*), certains auteurs admettent que l'intestin et ses dérivés ne sont pas formés par l'endoblaste primaire, mais proviennent de cellules invaginées par la ligne primitive.

Voyons de plus près en quoi consistent ces théories. La première a été développée par VON BAER (1828) et reste celle à laquelle se rallient la majorité des auteurs (REMAK 1855, HIS 1868, OELLACHER 1872 et 1872, BALFOUR 1873, BALFOUR et DEIGHTON 1882, RAUBER 1876, KÖLLIKER 1879, KIONKA 1894, MITROPHANOW 1899, 1901 et 1902, SCHAUINSLAND 1899, HERTWIG 1906, WETZEL 1929, PETER 1938*b*, *c* et 1939, PASTEELS 1940 et 1945, SPRATT 1946). Le terme même de *délamination* a été introduit par OELLACHER (1872). Bien que ce phénomène ait été déjà décrit avec beaucoup de minutie par BALFOUR (1873), c'est la description de PETER (1938*b* et *c*) qui est demeurée classique. D'après Peter, le jeune blastodisque ne présente tout d'abord aucune distinction régionale. Il ne tarde pas à s'étaler en surface et à s'amincir au centre pour donner naissance à l'aire pellucide. C'est à ce moment qu'apparaissent çà et là de petites fentes horizontales entre les cellules superficielles, déjà disposées comme dans un épithélium régulier, et les cellules profondes plus arrondies. Bien vite ces fentes voient leurs dimensions augmenter et elles finissent par fusionner. De cette façon, se constitue le feuillet interne d'abord de texture lâche. Ce processus débute périphériquement et en tout premier lieu au niveau du bord postérieur de l'aire pellucide et se propage latéralement le long du bord interne du rempart vitellin. L'endoblaste néo-formé prend l'aspect d'un croissant composé de cellules disposées en plusieurs couches. Ce croissant occupe la région postérieure de l'aire pellucide (zone I de PETER), plus en avant les cellules endoblastiques sont encore peu nombreuses et ne forment qu'un réseau cellulaire ténu (zone II), alors que, dans la région antérieure de l'aire pellucide, subsiste une zone dépourvue d'endoblaste (zone III). Progressivement, les

cellules de la zone II s'aplatissent pour donner naissance à une couche continue. A des stades plus avancés, l'aire pellucide devient piri-forme et simultanément, on assiste à un changement de forme de la zone III, qui devient falciforme et tend à être repoussée le long du bord antérieur de l'aire pellucide. Finalement cette lacune dans l'endoblaste disparaît. Peter affirme qu'il n'y a aucun mouvement de l'endoblaste par rapport à l'ectoblaste et d'après lui, les remaniements internes qui ont lieu dans l'endoblaste suffisent à expliquer la formation d'un feuillet interne continu et cohérent. Pourtant, l'apposition de marques de charbon animal sur l'endoblaste permet d'observer un réel mouvement de celui-ci vers l'avant (SPRATT 1946, VAKAET 1962a, et b), de sorte que sur ce point, nous devons considérer que la conception de Peter est trop statique.

Passons maintenant à l'analyse de la seconde théorie, qui considère que l'endoblaste se forme par enroulement. Alors que GOETTE (1874) et DISSE (1878) admettent que l'enroulement s'opère sur tout le pourtour du blastodisque, DUVAL (1884) et plus tard PATTERSON (1909) affirment que l'enroulement est limité exclusivement au bord postérieur. Patterson a choisi pour son étude, l'œuf de Pigeon, dont l'âge peut être connu avec précision. D'après cet auteur, toute la zone périphérique du blastoderme serait unie au vitellus par un véritable syncytium, mais à un moment donné et temporairement, ce syncytium disparaîtrait dans la région postérieure du blastodisque. Ainsi se formerait un bord libre qui pourrait alors s'enrouler. Une fois le feuillet interne ébauché, le syncytium se reconstituerait. La plupart des auteurs ont nié l'existence de ce syncytium périphérique (DISSE 1878, GASSER 1882, JACOBSON 1938a, et PETER 1938c) et tout récemment au microscope électronique, BELLAIRS (1963) a démontré qu'il ne s'agissait là que d'une simple vue de l'esprit. Quoique la théorie de l'enroulement ait été dès le début vertement critiquée (KIONKA 1894, HERTWIG 1906, CHEN 1932, PASTEELS 1937, 1940, et 1945, PETER 1938b et c, 1939, SPRATT 1946) et qu'actuellement elle soit pratiquement abandonnée, LUTZ et REYNOLLES (1952-1955) la reprennent à leur compte. Ils constatent que des particules de charbon en suspension déposées *in ovo* sur la face dorsale du jeune blastodisque de canard se retrouvent plus tard sur la face ventrale dans l'endoblaste et plus tard le long du bord de la gouttière intestinale. Ils affirment que ce résultat ne peut à première vue être interprété que comme une preuve en faveur de la théorie

de l'enroulement. Celui-ci aurait lieu, comme d'après GOETTE 1864 et DISSE 1878, sur tout le pourtour du blastodisque, mais serait plus accentué en arrière.

Nous devons signaler que d'autres auteurs ont émis des hypothèses très personnelles (dans le sens qu'elles n'ont pas pu être confirmées par d'autres), en ce qui concerne l'origine du feuillet interne.

NOWACK (1902) affirme que l'endoblaste se forme en partie aux dépens du rempart vitellin postérieur et provient partiellement de cellules qui dans la région antérieure de l'aire pellucide, se détacheraient du feuillet externe pour participer dans cette région à la formation de l'endoblaste.

Plus récemment, MEHRBACH (1935) admet que l'enroulement précoce du bord postérieur constitue l'une des sources de l'endoblaste. D'autre part, des cellules endoblastiques se détacheraient de la face profonde de nombreux et minces replis formés dans l'ectoblaste sur toute l'étendue de l'aire pellucide. PASTEELS (1937) a tout d'abord admis qu'une telle polyinvagination pourrait représenter le seul mode de formation de l'endoblaste primaire. Pourtant, dans ces travaux postérieurs (1940, 1945), il réfute catégoriquement cette éventualité, considérant que toutes les figures de polyinvagination peuvent être assimilées à des artefacts, comme PETER (1938*b*) l'avait déjà observé.

Enfin JACOBSON (1938*a*), nous traduisons textuellement, atteste que « l'endoblaste vitellin de l'aire opaque provient de la délamination de l'ectoblaste en prolifération, alors que la formation de l'endoblaste embryonnaire débute à l'extrémité postérieure de l'aire pellucide par la prolifération de cellules isolées, d'une région bien circonscrite, la plaque primitive ». D'après lui, cette plaque primitive formerait un véritable canal archentérique, comme celui que l'on rencontre chez les Reptiles. Avouons que ces conceptions sont surprenantes et il faut dire que la plupart des auteurs les considèrent comme totalement erronées (PASTEELS 1940, 1945, PETER 1939, SPRATT 1946, LUTZ 1955).

Comme nous l'avions mentionné dès le début, les expériences de HUNT (1934, 1935, 1937*a* et *b*) ont permis d'entrevoir que l'intestin céphalique et ses dérivés ne se formeraient pas à partir de l'endoblaste primaire, mais seraient issus de cellules invaginées par la

ligne primitive. Cette théorie mérite la plus grande attention, parce qu'elle permettrait d'établir une relation étroite avec le problème de l'origine de l'endoblaste, tel qu'il est maintenant décrit chez les Reptiles (PASTEELS 1953, 1957). HUNT a apporté deux indices sérieux à l'appui de cette thèse. Premièrement, il constate que des fragments de jeunes blastodermes, dont l'endoblaste a été soigneusement enlevé, fournissent, greffés sur l'allanto-chorion, des ébauches du système digestif (1934, 1937a). Semblable résultat avait déjà été obtenu par DALTON (1935) et RUDNICK (1935, 1952). Deuxièmement, il observe que des marques colorées au bleu de Nil appliquées sur l'ectoblaste à côté de la ligne primitive, se massent dans cette dernière et passent pour finir dans l'endoblaste (1935 et 1937b). Ces indices ne sont pas des preuves irréfutables, car ces deux techniques peuvent être entachées d'une certaine imprécision (PETER 1939). Toutefois, le travail récent de VAKAET (1962a et b) étaye appréciablement la thèse de HUNT. En effet, dans une de ses expériences, VAKAET excise, au stade de la ligne primitive, tout l'endoblaste de l'aire pellucide sur des blastodermes cultivés *in vitro* selon la technique de NEW (1955). Il constate, une fois le corps embryonnaire formé, que l'endoblaste a régénéré exclusivement sous l'axe embryonnaire et qu'il s'est formé, dans certains cas, un intestin céphalique tout à fait normal. Il en déduit que l'endoblaste embryonnaire s'est reconstitué à partir de cellules invaginées par la ligne primitive.

Etant donné l'état de la question de l'origine de l'endoblaste chez les Oiseaux, nous avons pensé que notre première tâche devait consister à répéter l'expérience de VAKAET en la complétant dans une certaine mesure.

Nos interventions micro-chirurgicales ont donc consisté à exciser l'endoblaste de l'aire pellucide et nous avons en outre, dans un certain nombre de cas, effectué l'excision aussi bien de l'endoblaste de l'aire pellucide que de celui de l'aire opaque.

Par la suite, nous avons combiné nos expériences micro-chirurgicales avec des techniques de marquage diverses en particulier au moyen du charbon animal ou de la thymidine tritiée.

Comme nous le verrons dans la discussion générale, nos résultats se prêtent à une interprétation cohérente, qui nous permettra de contribuer à clarifier le problème de l'origine de l'endoblaste chez les Oiseaux.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Toutes les expériences ont été pratiquées sur des jeunes blastodermes de White Leghorn incubés préalablement jusqu'au stade voulu. Pour désigner les stades du développement nous avons utilisé les tableaux de HAMBURGER et HAMILTON (1951).

Toutes les manipulations ont été faites autant que possible aseptiquement. Avant les opérations, les blastodermes ont été mis en culture *in vitro* selon la technique de NEW (1955) légèrement modifiée (se référer aux articles publiés par GALLERA et CASTRO-CORREIA 1960, et GALLERA et NICOLET 1961). Le jaune d'œuf est immergé dans une solution de Tyrode à la concentration de 123 mM (HOWARD 1953). La modification mentionnée de la technique de New se ramène à étaler la membrane vitelline avec le blastoderme sur un anneau de verre qui est emboîté dans un autre de diamètre un peu plus grand. Dans ces conditions il est facile d'étaler et de sécher la membrane vitelline à l'aide de minces bandes de papier filtre ce qui est particulièrement avantageux quand il s'agit du marquage au charbon animal.

Les opérations micro-chirurgicales sont exécutées à l'aide d'aiguilles et d'anses d'irido-platine d'une épaisseur de 0,02 mm. Ces instruments sont stérilisés tout simplement au-dessus de la flamme d'une lampe à alcool.

Les blastodermes opérés sont examinés *in vivo* et dessinés à l'aide d'un tube à dessiner (Wild) toutes les trois heures. Dès qu'ils ont atteint le stade désiré, ils sont fixés au Bouin ou au Carnoy, si il s'agit de blastodermes porteurs de greffons marqués par thymidine tritiée.

Tout notre matériel a été analysé sur des coupes sériées (8 μ), colorées soit à l'hématoxyline d'Ehrlich, soit au rouge pour noyaux.

Dans chaque chapitre, nous ferons un exposé détaillé des procédés expérimentaux employés.

Le premier chapitre sera consacré à l'étude détaillée des conséquences de l'excision de l'endoblaste de l'aire pellucide sur la morphogénèse normale. Nous verrons comment et d'où provient l'endoblaste néo-formé.

Dans le second, nous relaterons le comportement des marques de charbon apposées directement à la surface du mésoblaste après l'enlèvement de l'endoblaste.

Dans le troisième, nous exposerons nos expériences effectuées à l'aide de la thymidine tritiée.

Enfin, dans la quatrième et dernière partie, nous rapporterons les résultats obtenus à la suite de l'excision totale de l'endoblaste.

EXPÉRIENCES D'EXCISION TOTALE DE L'ENDOBLASTE DE L'AIRE PELLUCIDE

Des blastodermes ont été soumis à l'excision totale de l'endoblaste de l'aire pellucide à des stades compris entre le stade 2 et le stade 4. L'exécution de cette opération est relativement aisée, toutefois, comme l'endoblaste adhère au mésoblaste au niveau de la région antérieure de la ligne primitive, on ne peut enlever l'endoblaste de cette région sans arracher quelques cellules mésoblastiques. En outre, nous avons extirpé tout l'endoblaste vitellin du bord interne de l'aire opaque, y compris en avant le croissant de Duval (voir schéma opératoire fig. 1).

FIG. 1.

Schéma de l'opération. La ligne en pointillé indique exactement la zone où a été pratiquée l'extirpation de l'endoblaste. Elle englobe la zone occupée par le croissant de Duval et tout le bord interne de l'aire opaque.



Cent dix-sept opérations ont réussi. Le développement des embryons opérés est suivi stade par stade. Vingt-sept blastodermes ont été fixés peu de temps après l'opération, les 90 autres après l'apparition du repli cérébral transverse. Notons que, sur 42 de ces embryons, nous avons apposé des marques de charbon animal et que dans trente cas, l'extirpation de l'endoblaste fut combinée avec le marquage par la thymidine tritiée.

Dans ce chapitre, nous nous efforcerons uniquement de décrire les phénomènes morphologiques consécutifs à l'opération. Les observations que nous avons faites *in vivo* à différents stades, ainsi que

l'analyse histologique de ces embryons nous permettent de retracer les étapes qui mènent à la reconstitution plus ou moins complète du feuillet interne.

L'excision de l'endoblaste provoque une contraction bien visible de l'aire pellucide et temporairement un net ralentissement du développement (chez les embryons opérés au stade 4, le prolongement céphalique apparaît avec un retard de 3 à 5 heures). Très rapidement, se dessine une zone piriforme périnodale, d'abord composée d'un amas de cellules d'aspect mésenchymateux, à la surface duquel se délimite progressivement un feuillet mince de caractère endothéloïde (voir Pl. I, fig. 1). Le long du bord de l'aire opaque, sauf en avant où subsiste en permanence, même après la formation du corps embryonnaire, une région d'ectoblaste à nu, une mince frange d'endoblaste vitellin progresse centripètement à la surface du mésoblaste extra-embryonnaire (voir Pl. I, fig. 4 et schéma de la fig. 2). Au moment de l'apparition du repli cérébral transverse, l'endoblaste vitellin fusionne avec l'endothéloïde néoformé disposé sous l'axe embryonnaire.

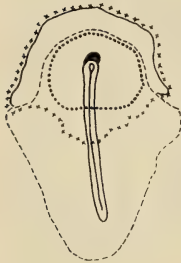


FIG. 2.

Schéma explicatif de l'embryon photographié *in toto* et représenté sur la figure 4 de la planche I. Nous distinguons un prolongement céphalique très massif en noir, la zone où s'est reformé l'endothéloïde en pointillé, l'aire occupée par le mésoblaste délimitée par un traitillé. En avant, subsiste une zone arciforme où l'ectoblaste est à nu. L'endoblaste vitellin a régénéré jusqu'au niveau indiqué par un tracé de petites croix. L'aire délimitée par ces croix correspond à la zone où l'endoblaste vitellin n'a pas régénéré.

La reconstitution du feuillet interne s'opère donc à partir de deux sources, d'une part l'endoblaste endothéloïde, qui fournira l'intestin céphalique, provenant de cellules invaginées par la ligne primitive, d'autre part d'une régénération de l'endoblaste vitellin à partir du bord de l'aire opaque. Dans tous les cas, nous observons une continuité entre l'endoblaste vitellin provenant du quadrant postérieur du bord de l'aire opaque et l'endothéloïde, et très fréquemment cette fusion s'opère à un niveau assez antérieur, pour que l'on retrouve de l'endoblaste vitellin sous la ligne primitive (voir Pl. I, fig. 2). Chez les embryons opérés au stade 2 à 3⁺, géné-

ralement la fusion a lieu avec l'endoblaste vitellin provenant du bord de la moitié postérieure de l'aire opaque, si bien que le feuillet interne est entièrement reconstitué, sauf dans la région antérieure, qui correspond à la zone occupée initialement par le croissant de Duval. Dans quelques cas exceptionnels, si l'opération est effectuée avant le stade 3⁺ le rempart vitellin situé le long du bord antérieur a aussi régénéré. Le feuillet endoblastique est alors complet et sous la tête de l'embryon, on retrouve de l'endoblaste vitellin (voir Pl. I, fig. 3).

Nous constatons donc que la reconstitution de l'endoblaste varie dans son extension en fonction du stade de l'intervention.

Chez les embryons opérés du stade 2 au stade 3⁺, au moment où le corps embryonnaire est formé, l'endoblaste est totalement reformé sauf dans la région occupée primitivement par le croissant de Duval, évidemment mis à part les cas de reconstitution totale que nous avons mentionnés plus haut. Le corps embryonnaire est normal et l'intestin céphalique est bien constitué (voir Pl. I, fig. 3).

Lorsque l'opération a lieu au stade 4, la reconstitution de l'endoblaste est généralement moins parfaite et la fusion de l'endothéloïde s'opère généralement seulement avec l'endoblaste vitellin provenant du quadrant postérieur de l'aire opaque. Sur les deux côtés de l'embryon et en avant, se trouvent des zones dénudées d'endoblaste. L'intestin céphalique est normal, rudimentaire mais absent, si le

TABLEAU 1

Relation entre le stade de l'opération
et le nombre de cas de reconstitution de l'intestin céphalique

Stade de l'opération		2+3	3 ⁺	4
Nombre d'expériences réussies (total = 90)		17	43	30
Intestin céphalique	formé	17	36	10
	non-formé	0	7	20

feuillet endothéloïde n'a pas atteint le niveau où se formera le repli cérébral transverse (voir Pl. I, fig. 5). Lorsque l'intestin céphalique manque, l'ébauche cérébrale est assez mal conformée. Si la reformation de l'endothéloïde est très incomplète, elle s'accompagne d'une inhibition de l'élongation du corps embryonnaire et d'un tassement qui affecte toutes les ébauches. Dans la région postérieure, on note alors parfois la présence de somites médians sous la chorde. L'expansion et la différenciation du mésoblaste extra-embryonnaire sont aussi plus ou moins entravées.

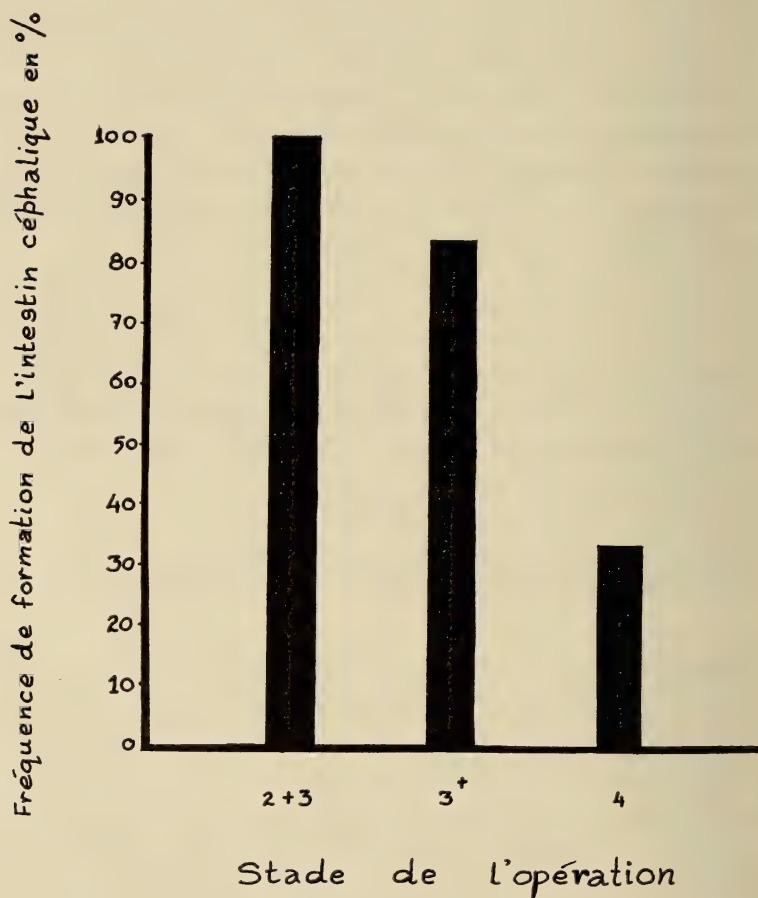


FIG. 3.

Histogramme illustrant la relation existant entre la fréquence de formation de l'intestin céphalique et le stade de l'opération.

En ce qui concerne la présence ou la non-formation de l'intestin céphalique, les résultats sont quantitativement consignés dans le tableau I.

Ils sont exprimés explicitement dans l'histogramme de la figure 3.

L'analyse statistique des résultats du tableau 1 (voir tableau 2) au moyen du test de χ^2 montre que la différence entre le groupe opéré au stade 2 + 3 et celui opéré au stade 3⁺ n'est pas significative (au-dessous du seuil $P = 0,05$). Le χ^2 le plus significatif est obtenu entre le groupe (2+3+3⁺) et le groupe (4). Nous pouvons par conséquent conclure que, c'est après le stade 3⁺, que les chances d'obtenir la reconstitution de l'intestin céphalique après l'enlèvement de l'endoblaste diminuent très brusquement.

En somme, nos résultats confirment ceux obtenus naguère par VAKAET (1962). Après enlèvement de l'endoblaste de l'aire pellucide, l'intestin céphalique se reforme aux dépens de cellules qui se sont invaginées par la ligne primitive. VAKAET avait incisé l'endoblaste au stade 2 et 3. De notre côté, nous avons également exécuté cette expérience au stade 3⁺ et 4, ce qui a permis de constater qu'après le stade 3⁺ la capacité de reformation de l'intestin céphalique diminue très brusquement.

TABLEAU 2

Valeurs de χ^2 obtenue par comparaison
des résultats obtenus aux différents stades

Stades comparés	Valeur du χ^2	Probabilité
(2+3) et (3 ⁺)	1,752	$P \cong 0,19$
(2+3) et (4)	17,095	$P > 0,0005$
(3 ⁺) et (4)	17,149	$P > 0,0005$
(2+3+3 ⁺) et (4)	26,250	$P > 0,00001$

L'endoblaste vitellin régénère et participe aussi à la reconstitution du feuillet interne. Le pouvoir de régénération se manifeste surtout dans la moitié postérieure du bord de l'aire opaque. Notons, en passant que WADDINGTON (1932) a également observé après enlèvement de l'endoblaste la présence d'endoblaste vitellin sous l'axe embryonnaire.

Enfin, la reconstitution du feuillet interne est indispensable au déroulement normal de la morphogénèse. Si cette reconstitution est très incomplète, il en résulte une sévère inhibition des mouvements morphogénétiques, en particulier de ceux qui interviennent après le stade 4, en particulier le recul du nœud de Hensen, la mise en place des ébauches, et les mouvements de divergence du mésoblaste extra-embryonnaire.

ENLÈVEMENT DE L'ENDOBLASTE DE L'AIRE PELLUCIDE COMBINÉ AVEC LE MARQUAGE AU CHARBON ANIMAL

D'après BELLAIRS (1943a), l'endoblaste situé autour du nœud de Hensen participe pour une grande part à la formation de l'intestin céphalique. En effet, si elle applique des marques de charbon animal sur la partie antérieure de la ligne primitive, elle retrouve les particules de charbon dans le cul de sac antérieur de l'intestin. Dans douze cas, nous avons contrôlé les résultats de BELLAIRS et apposé des marques de la même façon. Nous retrouvons, conformément à ses affirmations, les particules de charbon dans l'intestin. Soulignons que, dans ces conditions, aucune trace de charbon n'a été retrouvée dans le mésoblaste.

Après l'enlèvement de l'endoblaste de toute l'aire pellucide, nous avons étudié le comportement de marques de charbon appliquées directement sur le mésoblaste dénudé, soit au niveau de la partie antérieure de la ligne primitive, soit en arrière sur le mésoblaste extra-embryonnaire (voir fig. 4 A).

Quarante-deux blastodermes ont été opérés aux stades 3 ou 4. Après l'excision de l'endoblaste, nous éliminons tout le film de liquide qui recouvre la face interne du blastoderme et nous appliquons délicatement de fines marques de charbon. A intervalles rapprochés, nous observons le déplacement des marques. Après quelques heures, nous constatons qu'un mince film de liquide s'est reformé à la surface du blastoderme. Quelques particules n'ont parfois pas adhéré aux cellules. Comme la présence de ces particules flottantes pourrait compliquer l'interprétation des résultats, nous les avons toujours enlevées.

Dans trente-six cas, nous avons placé des marques sur le mésoblaste dénudé au niveau de la partie antérieure de la ligne primitive.

Le diagramme de la figure 4 retrace l'évolution de plusieurs de ces marques. Trois marques sont apposées sur le nœud de Hensen au stade 3⁺ (voir fig. 4A). Elles progressent vers l'avant (fig. 4B). Au stade du repli cérébral transverse, certaines particules sont même en avant du repli (fig. 4C). Dès que le cul de sac de l'intestin céphalique se forme, elles se regroupent dans l'intestin (fig. 4D).

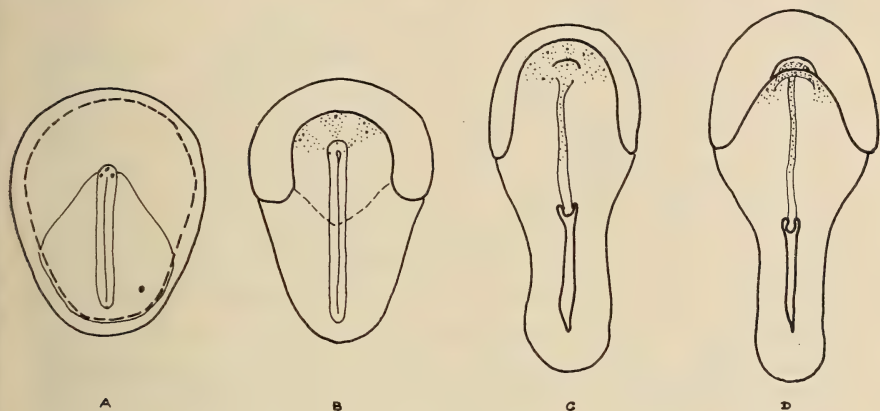


FIG. 4.

Série de diagrammes illustrant l'évolution des marques apposées sur le mésoblaste après enlèvement de l'endoblaste au stade 3⁺.

- A — Trois marques sont appliquées sur le bout antérieur de la ligne primitive et une sur le mésoblaste extra-embryonnaire.
- B — Peu après l'opération, les trois marques se dispersent en avant.
- C — Après 18 heures d'incubation post-opératoires, des particules se retrouvent tout en avant, tandis qu'une autre partie des grains de charbon sont inclus dans l'ébauche chordale.
- D — Après 25 heures d'incubation post-opératoires, presque toutes les marques situées en avant du repli cérébral transverse se rassemblent dans le cul de sac de l'intestin.

Si nous fixons un de ces blastodermes, avant l'apparition du repli cérébral transverse, nous retrouvons des particules sur l'endoblaste nouvellement formé (Pl. I, fig. 6). Plus tard, elles se trouvent dans l'intestin céphalique (Pl. II, fig. 8).

Beaucoup de grains de charbon restent cependant associés au mésoblaste. La répartition des particules dans le mésoblaste varie selon le stade. Au stade 3, on les rencontre surtout dans le mésoblaste préchordal, le matériel précardiaque et les lames latérales. Au stade 3⁺ déjà, une partie des particules se disposent dans l'ébauche chor-

dale (voir fig. 4D). Au stade 4, le marquage au charbon se concentre dans le matériel préchordal, chordal et éventuellement somitique, mais jamais dans celui du cœur ou des lames latérales.

Dans six autres cas, nous avons apposé une marque sur le mésoblaste extra-embryonnaire, de la façon indiquée sur la figure 4A. Plus tard, sur les coupes, nous retrouvons les particules de charbon exclusivement dans les îlots sanguins recouverts depuis lors par l'endoblaste vitellin qui a régénéré (Pl. II, fig. 7).

Si nous comparons les comportements des marques de charbon apposées sur la face ventrale du nœud de Hensen soit sur l'endoblaste soit après enlèvement de ce feuillet, nous constatons qu'ils sont remarquablement similaires, si l'on ne tient compte que des particules adhérant à l'endoblaste. Après enlèvement de l'endoblaste, le mouvement antérieur accompli par les particules s'observe déjà bien avant que l'endoblaste endothéloïde soit reconstitué, ce qui prouve que ce mouvement n'est pas nécessairement lié à la présence de l'endoblaste intact. Cette similitude de comportement ne peut être considérée comme contingente. Au contraire, elle semble indiquer que le matériel invaginé à ce moment et qui se comporte de cette façon est bien le matériel qui dans les conditions normales aurait fourni l'intestin céphalique. Pour sa part, le mésoblaste extra-embryonnaire, comme on pouvait le présumer, ne participe pas à la formation du nouvel endoblaste.

EXPÉRIENCE D'ABLATION TOTALE DE L'ENDOBLASTE DE L'AIRE PELLUCIDE ASSOCIÉE AVEC LE MARQUAGE A LA THYMIDINE TRITIÉE

La thymidine tritiée s'incorpore spécifiquement dans l'ADN et ne passe que dans les cellules-filles au cours de la mitose. La présence de thymidine tritiée est mise en évidence grâce à la technique autoradiographique (pour tous les détails relatifs à cette technique voir FICQ 1959).

Notre expérience consiste à prélever sur un blastoderme, dont tous les noyaux ont incorporé le précurseur radioactif, la partie antérieure de la ligne primitive et à la placer dans un blastoderme non marqué, dont on a préalablement excisé la région correspon-

dante (voir schéma de la fig. 5). Une fois le greffon incorporé, on peut enlever l'endoblaste de l'aire pellucide. Par cette expérience, nous pensons pouvoir montrer plus directement, dans quelle mesure ce sont les cellules s'invaginant dans cette région de la ligne primitive qui fournissent le nouvel endoblaste.

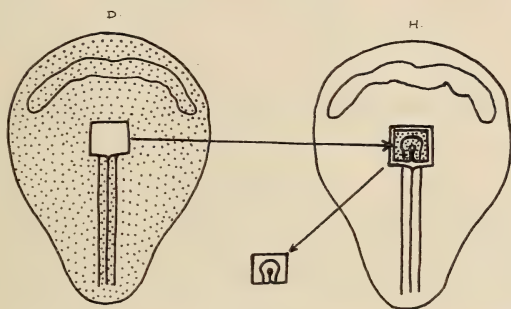


FIG. 5.

Schéma illustrant la technique utilisée pour procéder à l'échange du nœud de Hensen. L'embryon donneur (ponctué) est marqué par la thymidine tritiée.

Les embryons donneurs sont cultivés de façon un peu spéciale. Ils sont transplantés à des stades très jeunes et mis en culture avec leur membrane vitelline sur un seul anneau de dimensions réduites. Comme le tout jeune blastodisque n'adhère pas encore à la membrane vitelline, on opère en deux temps. On découpe d'abord la membrane vitelline, on la détache du vitellus et on l'étale sur l'anneau. On peut détacher le blastodisque du vitellus et le transporter sur l'anneau. On peut alors enlever la couche de vitellus qui recouvre la face ventrale et qui risquerait de compromettre le développement. Après l'élimination du liquide physiologique, on procède au transvasage du blastoderme sur le milieu radioactif. Le volume de ce milieu est de 0,1 cc et comprend de l'albumen et du Tyrode mélangés à parts égales. Il contient 5 μ C de thymidine tritiée, qui nous a été fournie par le Radiochemical Centre (code TRA 61 Thymidine 6-T (n), activité spécifique 5 Curies/mM).

Au cours d'essais préliminaires, nous avons constaté que tous les noyaux sont marqués après huit heures d'incubation en présence du précurseur radioactif. C'est pour cette raison que nous effectuons la mise en culture des blastoderms donneurs à des stades très jeunes,

Quant aux embryons-hôtes, ils ne sont transplantés en culture *in vitro* qu'au moment où ils atteignent le stade requis *in ovo*. Une fois que les embryons donneurs ont atteint le stade désiré, ils sont reportés sur l'albumen pur, afin d'éliminer toutes les traces du précurseur radioactif, qui n'ont pas été incorporées. Nous choisissons des blastodermes qui soient exactement au même stade, pour effectuer l'échange de la partie antérieure de la ligne primitive. Comme l'indique le schéma de la figure 13, nous découpons sur l'embryon marqué un carré de 0,4 mm de côté, correspondant à la partie antérieure de la ligne primitive. La même région est extirpée de l'embryon hôte et remplacée par le fragment marqué, en observant strictement les rapports topographiques préexistants. Dans ces conditions, la cicatrisation doit être complète au moins après trois heures d'incubation post-opératoires, sans quoi l'embryon est rejeté. Après la cicatrisation, nous enlevons tout l'endoblaste de l'aire pellucide.

Vingt-sept expériences de ce genre ont été exécutées. Dans tous les cas, l'échange de la partie antérieure de la ligne primitive a eu lieu au stade 3⁺ et l'enlèvement de l'endoblaste au stade 4. Ces embryons ont été dessinés à la chambre claire ou photographiés à intervalles réguliers. Ils ont été fixés à des stades successifs de leur développement, mais au plus tard 24 heures après l'opération. A ce moment, l'intestin céphalique est normalement bien ébauché. Ils ont été fixés au Carnoy à froid pendant dix minutes, montés directement à l'alcool 100° inclus et débités en coupes séries de 8 μ . Les préparations sont déparaffinées, descendues jusqu'à l'alcool 100° et asséchées. Nous étalons alors sur les lames, en couche mince, l'émulsion nucléaire K2 « in gel form », fournie par la firme Ilford, à l'aide d'une baguette de verre. Après quinze jours d'exposition, les autoradiogrammes sont développés avec un révélateur à base d'amidol. Les coupes ont toujours été colorées, après le développement photographique, à l'aide d'une solution de rouge pour noyaux à 1%.

L'examen des autoradiogrammes montre que, peu après l'enlèvement de l'endoblaste, des cellules quittent la profondeur de la ligne primitive pour se disperser en avant et latéralement, comme nous l'avions déjà constaté dans nos expériences de marquage par le charbon animal (se référer à la figure 4). Quoique la répartition du marquage présente des variations sensibles, nous retrouvons

toujours des noyaux marqués dans l'endoblaste reconstitué et dans les cas les plus favorables, la quasi-totalité des cellules du cul de sac de l'intestin céphalique portent du marquage (voir Pl. II, fig. 9). Chez les blastodermes, qui ont formé un corps embryonnaire, on retrouve également des cellules marquées dans la chorde, le mésoblaste préchordal et sur une certaine étendue dans le plancher de l'ébauche neurale.

EXPÉRIENCE D'EXTIRPATION TOTALE DE L'ENDOBLASTE

L'ablation totale de l'endoblaste de l'aire pellucide nous a montré que l'endoblaste néo-formé provient de deux sources distinctes. L'endoblaste embryonnaire se reconstitue à partir de cellules invaginées, l'endoblaste vitellin par régénération du bord interne de l'aire opaque.

Nous avons jugé que l'extirpation totale de l'endoblaste, aussi bien dans l'aire pellucide que l'aire opaque, pourrait nous apporter des données plus précises sur la part qui revient à l'endoblaste embryonnaire néo-formé dans la régulation plus ou moins complète que nous avons constatée après ablation de l'endoblaste dans l'aire pellucide.

Des blastodermes, transplantés en culture *in vitro* à différents stades de la formation de la ligne primitive (du stade 2 au stade 4), sont dénudés de tout leur feuillet interne.

Cette expérience perturbe très considérablement le développement ultérieur. Sur trente-sept blastodermes examinés histologiquement, on note dans vingt-quatre cas la présence d'un mince feuillet endoblastique reconstitué, que l'opération ait été exécutée au stade 2, 3, ou 4. Parmi ces vingt-quatre blastodermes, un corps embryonnaire rudimentaire s'est formé dans treize cas, alors que dans onze cas, nous avons affaire à des blastodermes anidiens, chez lesquels la mise en place des ébauches axiales a été complètement bloquée.

Chez ces blastodermes anidiens, c'est sous la région occupée par le neurectoblaste présomptif, que l'on aperçoit un mince feuillet endothéloïde séparé du neurectoblaste par des cellules mésenchymateuses.

Dans les cas où le corps embryonnaire s'est ébauché, c'est sur toute sa longueur que l'endoblaste s'est reconstitué (voir Pl. II, fig. 10). Il comprend une chorde très massive, cinq à six paires de somites tout au plus, même après quarante à cinquante heures d'incubation totale et une ébauche neurale compacte le plus souvent largement ouverte mais fermée en avant dans certains cas (voir Pl. II, fig. 10 et fig. 6). L'ensemble embryonnaire est excessivement raccourci et tassé. Sa longueur ne dépasse jamais la moitié de celle qu'aurait un embryon normal ayant le même nombre de protosomites.

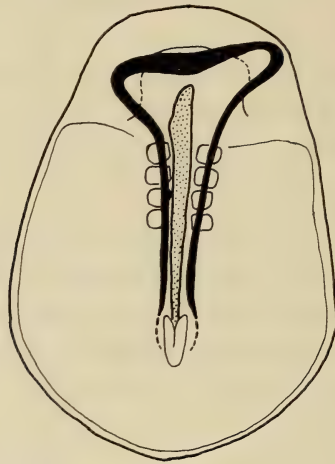


FIG. 6.

Reconstitution graphique d'un embryon opéré au stade 2 et fixé après 43 heures d'incubation totale. L'ébauche neurale est largement ouverte sur toute sa longueur, la chorde massive, les protosomites volumineux et compacts. Un repli cérébral s'est esquissé, de sorte que l'ébauche neurale surplombe le blastoderme en avant. Cet embryon mesure environ 1 mm de longueur.

L'endoblaste reconstitué est parvenu à se différencier dans trois cas tout à fait exceptionnels. Chez deux embryons, nous avons retrouvé l'endoblaste pharyngien associé une fois à l'extrémité antérieure de l'ébauche neurale et une autre fois aux deux ébauches cardiaques encore peu différenciées (voir Pl. II, fig. 11). Dans un seul embryon opéré au stade 3 et atteint de platyneurie, le repli cérébral transverse s'est ébauché et contient un intestin céphalique d'aspect atypique qui s'ouvre et se continue sans interruption dans le feuillet endoblastique mince étalé sous l'axe embryonnaire.

Ces rapports topographiques sont identiques à ceux que l'on trouverait chez l'embryon normal et nous permettent d'affirmer sans équivoque possible, qu'il s'agit bien de l'intestin céphalique.

L'excision totale de l'endoblaste de l'aire pellucide et de l'aire opaque a donc des répercussions encore plus graves sur les mouvements morphogénétiques que celles que nous avons observées à la suite de l'ablation de l'endoblaste seulement dans l'aire pellucide.

Le fait que l'endoblaste peut se reconstituer, même si le corps embryonnaire n'a pas réussi à se former, mérite toute notre attention, quoiqu'il soit difficile de dégager sa portée réelle.

Enfin, comme nous n'avons obtenu une certaine différenciation de l'endoblaste néo-formé que dans trois cas, nous ne pouvons pas savoir si la fréquence de formation de l'intestin céphalique dépend du stade de l'opération, ainsi que nous avons pu le démontrer dans le cas de l'ablation de l'endoblaste dans l'aire pellucide.

DISCUSSION

Nos expériences d'ablation partielle ou totale de l'endoblaste ont mis en évidence trois phénomènes sur lesquels nous tenons à insister. Elles ont montré que l'endoblaste embryonnaire peut se reformer à partir de cellules invaginées par la ligne primitive, que l'endoblaste du rempart vitellin participe à la reconstitution du feuillet interne et que l'enlèvement de l'endoblaste peut avoir de graves répercussions sur le déroulement de la morphogénèse. Nous analyserons ces trois points en essayant de dégager leur portée exacte.

Depuis HUNT (1937b), le problème de l'origine gastrulénne de l'endoblaste embryonnaire est à l'ordre du jour. VAKAET (1962) a montré que l'endoblaste embryonnaire peut se reformer, après que le feuillet interne eut été enlevé dans toute l'aire pellucide. Nous sommes en mesure de confirmer et de préciser ses observations.

Au moyen de marques de charbon appliquées du côté ventral sur la région antérieure de la ligne primitive, nous avons constaté que ces marques de charbon forment des trainées de particules qui se dispersent dans tout l'hémisphère antérieur de la zone périnodale. Ce comportement est caractéristique pour toutes les marques déposées sur le nœud de Hensen, qu'elles aient été apposées sur l'endoblaste intact ou sur le mésoblaste mis à nu par notre inter-

vention opératoire. Finalement les particules de charbon, qui se trouvaient dans cette région, sont sur les coupes associées au mésoblaste préchordal ou regroupées dans l'intestin céphalique. Lorsque nous exécutons l'échange de la partie antérieure de la ligne primitive longue ou achevée par une partie semblable mais marquée par la thymidine tritiée, nous retrouvons aussi le marquage réparti entre les cellules du mésoblaste préchordal et celles de l'intestin céphalique.

Les résultats obtenus à l'aide de ces deux techniques de marquage montrent donc qu'il est impossible de dissocier les périodes d'invagination du mésoblaste préchordal de celles de l'endoblaste embryonnaire.

Nos expériences apportent également des précisions sur la période d'invagination de ces deux types de cellules. Nous avons démontré de façon statistiquement significative que la fréquence de formation de l'intestin céphalique diminue brusquement, si l'enlèvement de l'endoblaste de l'aire pellucide a lieu après le stade 3⁺. D'autre part, d'après les résultats de nos recherches faites à l'aide de la thymidine tritiée (voir aussi NICOLET 1965), la majeure partie du matériel préchordal et du matériel destiné à former l'intestin céphalique est condensé dans la partie antérieure de la ligne primitive au stade 3⁺ ou 4.

Tous ces indices suggèrent que la chronologie d'invagination du mésoblaste préchordal et celle des futures cellules endoblastiques sont probablement superposables et que morphologiquement ces deux types de cellules sont indistinguables, jusqu'au moment où les cellules endoblastiques présomptives viennent s'incorporer définitivement au feuillet interne.

Nous savons que chez les Amphibiens l'endoblaste pharyngien présomptif s'invagine presque en même temps que le matériel de la plaque préchordale. Très vite, il s'établit un contact intime entre ces deux types de cellules. Dès lors, nos résultats revêtent une importance accrue du fait de l'analogie qu'ils présentent avec ceux acquis chez les Amphibiens. Chez les Oiseaux, la chronologie d'invagination serait en effet la même pour ces deux sortes de cellules et un contact étroit existe aussi entre elles, comme l'avait d'ailleurs déjà souligné PASTEELS (1937). Néanmoins, quoique plusieurs arguments, comme nous venons de le voir, plaident en faveur de cette thèse, elle gardera son caractère spéculatif, tant que

nous n'aurons pas déterminé avec exactitude quand débute l'invagination de l'endoblaste embryonnaire, jusqu'à quel niveau de la ligne primitive il s'invagine et à partir de quelles cellules se formera plus tard l'intestin postérieur.

Lors de nos expériences d'excision de l'endoblaste de l'aire pellucide, nous avons constaté que de l'endoblaste vitellin dérivé du rempart participait à la reconstitution d'un feuillet endoblastique plus ou moins complet et qu'il fusionne avec l'endoblaste d'origine gastruléenne, lorsqu'ils parviennent en contact. Toutefois, il faut se garder d'interpréter cette formation d'endoblaste vitellin comme une régénération, car cette transformation du rempart vitellin en endoblaste vitellin est un processus qui existe aussi dans le développement normal.

Du point de vue de la cinématique des mouvements impliqués dans la formation de l'aire vasculaire, notre expérience démontre de façon explicite que l'endoblaste vitellin se forme à partir du bord interne de l'aire opaque et qu'il progresse centripètement. En effet, l'enlèvement de l'endoblaste de l'aire pellucide se solde par un arrêt prolongé de l'accroissement en surface du blastodisque. On ne constate aucun déplacement du bord interne de l'aire opaque, qui peut alors servir de point fixe, à partir duquel le mouvement centripète de l'endoblaste vitellin est mis en évidence sans équivoque possible.

De ces observations, nous concluerons que la formation de l'aire vasculaire ne peut pas être interprétée comme résultant surtout de la pénétration active des ailerons du mésoblaste extra-embryonnaire dans le rempart vitellin. Nous pensons au contraire que dans le développement normal la formation de l'aire vasculaire exige la combinaison de trois types de mouvements absolument solidaires, dans le sens qu'ils sont tous trois indispensables à la formation d'une aire vasculaire normale, à savoir l'extension générale du blastoderme, qui tend à refouler le bord interne du rempart vitellin vers la périphérie, les mouvements de divergence du mésoblaste extra-embryonnaire et le mouvement centripète de l'endoblaste vitellin formé aux dépens du rempart vitellin. Une fois que l'aire opaque s'est transformée entièrement, c'est-à-dire qu'elle a donné naissance à l'aire vitelline et à l'endoblaste vitellin, l'augmentation de surface de l'aire vasculaire implique probablement une simple extension de surface.

L'inhibition de la morphogénèse consécutive à l'enlèvement de l'endoblaste est particulièrement sévère lorsque l'ablation porte sur la totalité de l'endoblaste, à savoir l'endoblaste de l'aire pellucide et aussi celui de l'aire opaque. Ces perturbations se traduisent par des troubles de fermeture ou de conformation de l'ébauche neurale, un tassement général des structures, un raccourcissement considérable du corps embryonnaire et un arrêt précoce de développement. Parfois, les processus de formation des parties axiales avortent, néanmoins, même dans ces cas, on peut assister à la reconstitution d'un mince feuillet d'endoblaste embryonnaire. La différenciation de cet endoblaste en endoblaste pharyngien n'est possible que si la morphogénèse de la tête n'est pas trop bouleversée ou si les ébauches cardiaques parviennent à se différencier plus ou moins normalement. L'endoblaste associé aux deux ébauches cardiaques (la fusion n'ayant pas pu s'opérer dans ces cas) s'épaissit nettement, illustrant une fois de plus l'étroite relation existant entre la différenciation des ébauches cardiaques et celle de l'endoblaste pharyngien au niveau des replis de l'intestin céphalique.

RÉSUMÉ

1. De jeunes blastodermes de Poulet sont cultivés « in vitro » selon une variante de la technique de New. A différents stades de la ligne primitive, nous excisons la totalité de l'endoblaste ou seulement l'endoblaste de l'aire pellucide. Dans certains cas, après extirpation de l'endoblaste de l'aire pellucide, nous marquons la partie antérieure de la ligne primitive avec du charbon animal ou à l'aide de la thymidine tritiée.

2. Si l'excision ne concerne que l'endoblaste de l'aire pellucide, le feuillet interne se reconstitue d'autant plus complètement que l'opération est exécutée à un stade plus jeune. Cet endoblaste régénéré provient de deux sources distinctes, à savoir l'endoblaste embryonnaire formé à partir de cellules invaginées par la ligne primitive et l'endoblaste vitellin issu du bord interne de l'aire opaque. L'endoblaste embryonnaire régénéré peut fournir un intestin céphalique bien différencié. La fréquence de formation de l'intestin céphalique est très élevée chez les embryons opérés aux

premiers stades de la formation de la ligne primitive, mais décroît brusquement, si l'opération est exécutée après le stade 3⁺.

Lorsque l'ablation porte sur la totalité du feuillet interne, une mince couche endothélioïde se forme à partir de cellules invaginées par la ligne primitive. Dans quelques cas, ce feuillet s'est différencié en endoblaste pharyngien.

Des marques de charbon sont apposées du côté ventral sur la partie antérieure de la ligne primitive. Elles se retrouvent seulement dans l'intestin céphalique, si elles sont appliquées sur l'endoblaste intact, mais aussi dans la chorde et le mésoblaste préchordal, quand elles sont déposées sur le mésoblaste mis à nu par notre intervention.

La partie antérieure de la ligne primitive est remplacée par une région similaire prélevée sur un embryon dont tous les noyaux sont marqués par la thymidine tritiée. Après cicatrisation, l'endoblaste de l'aire pellucide est enlevé. L'examen des autoradiogrammes montre que les noyaux marqués se trouvent surtout dans l'intestin et accessoirement dans le matériel préchordal, la chorde et le plancher du système nerveux.

3. Nous concluons que l'endoblaste embryonnaire provient de cellules invaginées par la ligne primitive et qu'il est par conséquent d'origine gastruléenne.

Les données que nous avons recueillies indiquent que le mésoblaste préchordal et l'endoblaste pharyngien présomptif s'invaginent en même temps. De plus, nous savons qu'un contact étroit existe entre ces deux types de cellules. Il y a donc une réelle analogie entre les Amphibiens et les Oiseaux à ce point de vue, car, dans ce dernier groupe, le matériel de la plaque préchordale et celui de l'intestin s'invaginent aussi presque simultanément et un contact intime s'établit très rapidement entre eux.

SUMMARY

1. Young chick blastoderms are cultivated «in vitro» by a slightly modified New's technique. At different stages of the primitive streak, the endoblast from both areas pellucida and opaca or from only area pellucida is excised. The latter experiment is sometimes combined with the carbon marking or tritiated thymidine labelling of the anterior part of the primitive streak.

2. In the case of partial excision of the endoblast, the lower layer reconstitutes itself more or less. The earlier the stage of operation, the more complete is its reconstitution. Two principal elements participate in this process, namely the embryonic endoblast formed by the cells invaginating through the primitive streak and the vitelline endoblast coming from the inner margin of the germ wall. The regenerated embryonic endoblast can furnish a foregut. In the blastoderms operated at earlier stages of the primitive streak formation, the frequency of foregut formation is very high, but drops after the stage 3⁺.

In the blastoderms, the lower layer of which is completely excised, a thin endotheloid layer is formed by the cells coming from the primitive streak. In few cases, this layer differentiates itself into pharyngeal endoblast.

In the anterior region of the primitive streak, carbon marks were placed on the ventral side. Carbon marks put on the endoblast remain strictly confined to this layer and are incorporated in the foregut. If they are attached to the mesoblast naked by our excision experiment, we find them in the foregut, but also in the prechordal plate and the notochord.

A tritiated thymidine labelled anterior region of the primitive streak is exchanged with the similar region in an unlabelled blastoderm of the same stage. After the complete graft healing, the endoblast is excised from the area pellucida. The examination of the autoradiographic plates reveals that labelled nuclei are in the foregut, the prechordal plate, the notochord and in the floor of the nervous system.

3. We can conclude that the embryonic endoblast originates from cells invaginating through the primitive streak and hence is of gastrular origin.

All indications suggest that the prechordal mesoblast and the presumptive embryonic endoblast invaginate simultaneously. A long time ago, it was noticed that a close contact exists between these two types of cells. Indeed, in this case, the situation seems to be analogous in the amphibia and in the birds. We know that, in the former, the prechordal plate and the presumptive pharyngeal endoblast invaginate almost at the same time and a close contact is established between themselves very early.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Junge Hühnchenkeimscheiben werden nach der ein wenig abgeänderten Technik von New «in vitro» kultiviert. An verschiedenen Stadien der Primitivstreifenbildung, schneiden wir das Entoblast nur in der Area pellucida oder die ganze entoblastische Schicht aus. In einigen Experimenten, markieren wir den Primitivstreifenvorderteil nach der Entoblastexzision in der Area pellucida mit Tierkohle oder radioaktivem Thymidin.

2. Wenn die Exzision nur das Entoblast der Area pellucida betrifft, kann sich ein neues Keimblatt um so besser bilden, je früher der Eingriff vorgenommen werde. Dieses regenerierte Entoblast entstammt aus zwei deutlichen Quellen, nämlich das aus den durch den Primitivstreifen eingestülpten Zellen gebildete Embryonenentoblast und das aus dem inneren Rand der Area opaca abstammte Dotterentoblast. Ein Kopfdarm kann sich aus dem regenerierten Embryonen-entoblast differenzieren. Die Kopfdarmbildungsfrequenz ist am höchsten bei den in früheren Stadien der Primitivstreifenbildung operierten Keimscheiben, aber sie nimmt rasch ab, wenn die Operation nach dem Stadium 3⁺ vorgenommen wird.

Wenn wir das ganze innere Keimblatt ausschneiden, bilden die durch den Primitivstreifen eingestülpten Zellen eine dünne endotheliale Schicht, die sich manchmal in Pharynxentoblast differenzieren kann.

Tierkohlemarken werden auf die ventrale Seite des Primitivstreifenvorderteiles gelegt. Wir finden sie nur im Kopfdarm, wenn diese Marken auf dem Entoblast liegen. Liegen die Marken auf dem durch unseren Eingriff entblösten Mesoblast, beobachten wir sie auch im Chorda und prechordalem Material.

Wir vertauschen den Primitivstreifenvorderteil durch ein gleiches Fragment. Dieses werde auf einer Keimscheibe deren Kerne mit radioaktivem Thymidin markiert sind, entnommen. Nach der Vernarbung, wird das Entoblast der Area pellucida ausgeschnitten. Die Autoradiogrammenuntersuchung zeigt, dass sich die markierten Kerne im Kopfdarm, prechordalem Material, Chorda und im Boden der Neuralanlage befinden.

3. Daraus schliessen wir, dass sich das Embryonenentoblast aus Zellen bildet, die durch den Primitivstreifen einstülpen, und dass es gastrulärer Abstammung ist.

Nach unseren Beobachtungen scheint es sehr wahrscheinlich, dass die Zeit für die Entstülpung des Embryonenentoblastes und des prechordalen Mesoblastes die gleiche ist. Ausserdem, wissen wir, dass diese zwei Zellarten vereinigt sind. Dadurch existiert eine wirkliche Ähnlichkeit, in diesem Gesichtspunkt, zwischen Vögel und Amphibien, denn das prechordale Material und das Darmmaterial invaginiert sich in dieser Tiergruppe auch fast gleichzeitig und früh stellt sich eine tiefe Berührung zwischen den beiden fest.

REMERCIEMENTS

Je remercie M. le Professeur Baumann, directeur de l'Institut d'anatomie, pour toutes les facilités qu'il m'a offertes et M. le Professeur Gallera, directeur du Laboratoire d'embryologie expérimentale, sous la diligente direction duquel ce travail a été exécuté. Mes remerciements vont aussi à M. le Dr Nicolet, qui a témoigné un intérêt constant à mon travail. J'exprime aussi mes remerciements à M. le Professeur Fischberg pour les judicieux conseils qu'il m'a prodigués.

Mon séjour en Suisse a été grandement facilité par la Commission fédérale des Bourses pour étudiants étrangers qui m'a octroyé un subside d'entretien. Je lui exprime ici ma vive reconnaissance.

BIBLIOGRAPHIE

- BAER, K. E. von. 1828. *Über die Entwicklungsgeschichte der Thiere, Beobachtung und Reflexion. I. Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei*. Bornträger, Könisberg. 315 pp.
- BALFOUR, F. M. 1873. *The development and growth of the layers of the blastoderm*. Quart. J. micr. Sci. 13: 266-276.
- and DEIGHTON, F. 1882. *A renewed study of the germinal layers of the chick*. Quart. J. micr. Sci. 22: 176-188.
- BELLAIRS, R. 1953a. *Studies on the development of the foregut in the chick blastoderm. I. The presumptive foregut area*. J. Embryol. exp. Morph. 1: 115-124.

- BELLAIRS, R. 1953b. *Studies on the development of the foregut in the chick blastoderm. II. The morphogenetic movements.* J. Embryol. exp. Morph. 1: 369-385.
- 1963. *Differentiation of the yolk sac of the chick studied by electron microscopy.* J. Embryol. exp. Morph. 11: 210-225.
- CHEN, B. K. 1932. *The early development of the duck's egg with special reference to the origin of the primitive streak.* J. Morph. 53: 133-187.
- DALTON, A. J. 1935. *The potencies of portions of young chick blastoderms as tested in chorio-allantoic grafts.* J. exp. Zool. 71: 17-50.
- DISSE, J. 1878. *Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei.* Arch. mikroskop. Anat. Entwicklungsmech. 14: 67-94.
- DUVAL, M. 1884. *De la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau.* Ann. sci. nat. Zool. 18: 1-208.
- FICQ, A. 1959. *Autoradiography*, in: *The Cell* (ed. Brachet and Mirsky). Academic Press, New-York and London. 1: 67-88.
- FRASER, R. C. 1954. *Studies on the hypoblast of the young chick embryo.* J. exp. Zool. 126: 349-400.
- GALLERA, J. et CASTRO-CORREIA, J. 1960. *Technique assurant la cicatrisation des excisions pratiquées dans l'aire pellucide de jeunes blastoderms de Poulet et la possibilité d'obtenir des inductions neurales dans l'ectophylle de l'aire vasculaire.* C. R. Soc. Biol. 154: 1728-1730.
- et NICOLET, G. 1961. *Quelques commentaires sur les méthodes de culture « in vitro » de jeunes blastoderms de Poule.* Experientia. 17: 134-137.
- GASSER, E. 1882. *Beiträge zur Kenntnis der Vogelkeimscheibe.* Arch. Anat. u. Physiol. Anat. Abt.: 359-398.
- GOETTE, A. W. 1874. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. II. Die Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühnerei.* Arch. mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech. 10: 745-199.
- HAMBURGER, V. and H. L. HAMILTON, 1951. *A serie of normal stages in the development of the chick embryo.* J. Morph. 88: 49-92.
- HERTWIG, O. 1906. *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* G. Fisher, Jena. 1: 1297 pp.
- HIS, W. 1868. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei.* Vogel, Leipzig. 237 pp.
- HOWARD, E. 1953. *Some effects of NaCl concentration on the development of early chick blastoderms in culture.* J. Cell. comp. Physiol. 41: 237-260.
- HUNT, T. E. 1934. *The differentiation in chorio-allantoic grafts of gut and liver from the mesoderm of early chick blastoderms.* Anat. Rec. 58: 21.

- HUNT, T. E. 1937a. *The development of gut and its derivatives from the mesectoderm and mesentoderm of early chick blastoderms.* Anat. Rec. 68: 349-369.
- 1937b. *The origin of entodermal cells from the primitive streak of the chick embryo.* Anat. Rec. 68: 449-459.
- JACOBSON, W. 1938a. *The early development of the avian embryo. I. Endoderm formation.* J. Morph. 62: 415-432.
- 1938b. *The early development of the avian embryo. II. Mesoderm formation and the distribution of presumptive embryonic material.* J. Morph. 62: 445-488.
- KIONKA, H. 1894. *Die Furchung des Hühnerieies.* Anat. Hefte. 3: 391-445.
- KOLLIKER, A. von. 1879. *Die Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere.* Verlag von W. Engelmann, Leipzig. 1033 pp.
- LUTZ, H. 1953. *L'orientation des axes embryonnaires dans la gémellité expérimentale chez les Oiseaux et son déterminisme.* Bull. Biol. 87: 34-67.
- 1955. *Contribution expérimentale à l'étude de la formation de l'endoblaste chez les Oiseaux.* J. Embryol. exp. Morph. 3: 59-76.
- et J. REYNOLLES, 1952. *Sur le développement de l'endoblaste dans l'œuf d'oiseau.* C. R. Acad. Sci. 234: 1480-1482.
- MEHRBACH, H. 1935. *Beobachtungen an der Keimscheibe des Hühnchens vor dem Erscheinen des Primitivstreifens.* Z. nat. Entwicklungsgeschichte. 104: 635-652.
- MITROPHANOW, P. J. 1899. *Beobachtungen über die erste Entwicklung der Vögel.* Anat. Hefte. 12: 157-297.
- 1901. *Über die erste Entwicklung der Krähe.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 69: 457-471.
- 1902. *Beiträge zur Entwicklung der Wasservögel.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 71: 189-210.
- MODAK, S. P. 1963. *L'endoblaste se forme-t-il par invagination à travers la ligne primitive chez le poulet?* Excerpta Medica, Int. Congress series. 70: 122-124.
- 1965. *Sur l'origine de l'hypoblaste chez les Oiseaux.* Experientia. 21: 273-275.
- NEW, D. A. T. 1955. *A new technique for the cultivation of the chick embryo in vitro.* J. Embryol. exp. Morph. 3: 326-331.
- NICOLET, G. 1965. *Etude autoradiographique de la destination des cellules invaginées au niveau du nœud de Hensen de la ligne primitive achevée de l'embryon de poulet.* Acta. Embryol. Morph. exp. 8: 213-220.
- NOWACK, K. 1902. *Neue Untersuchungen über die Bildung der beiden primären Keimblätter und die Entstehung des Primitivstreifens beim Hühnerembryo.* Inaug. Diss. Berlin. 45 pp.

- OELLACHER, J. 1872. *Die Veränderungen des unbefruchteten Keimes des Hühnereies im Eileiter und bei Bebrütungsversuchen.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 22: 181-234.
- PANDER, C. H. 1817. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei.* Stahel, Würzburg. 42 pp.
- PASTEELS, J. 1937. *Etudes sur la gastrulation des Vertébrés méroblastiques. III. Oiseaux. IV. Conclusions générales.* Arch. Biol. 48: 381-488.
- 1940. *Un aperçu comparatif de la gastrulation chez les Chordés.* Biol. Rev. 15: 59-106.
- 1945. *On the formation of the primary entoderm of the duck (Anas domestica) and on the significance of the bilaminar embryo in Birds.* Anat. Rec. 93: 5-21.
- PATTERSON, J. T. 1909. *Gastrulation in the pigeon egg.* J. Morph. 20: 65-123.
- PETER, K. 1938a. *Gastrulation und Homologie.* Anat. Anz. 86: 94-122.
- 1938b. *Untersuchungen über die Entwicklung des Dotterentoderms. 1. Die Entwicklung des Entoderms beim Hühnchen.* mikroskop. anat. Forsch. 43: 362-415.
- 1938c. *Untersuchungen über die Entwicklung des Dotterentoderms. 2. Die Entwicklung des Entoderms bei der Taube.* Zeitschr. mikroskop. anat. Forsch. 43: 416-450.
- RAUBER, A. 1876. *Über die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan.* W. Engelmann, Leipzig. 28 pp.
- REMAK, R. 1855. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbeltiere.* G. Reimer, Berlin. 195 pp.
- ROMANOFF, A. L. 1960. *The avian embryo, Structural and functional Development.* Macmillan, New-York. 1305 pp.
- RUDNICK, D. 1935. *Regional restriction of potencies in the chick during embryogenesis.* J. exp. Zool. 71: 83-99.
- 1952. *Development of the digestive tube and its derivatives.* Ann. N. Y. Acad. Sci. 55: 109-116.
- SCHAUINSLAND, H. 1899. *Beiträge zur Biologie und Entwicklung der Hatteria; Bemerkungen über die Entwicklung der Sauropsiden.* Anat. Anz. 15: 309-334.
- SPRATT, N. T. 1946. *Formation of the primitive streak in the explanted chick blastoderms marked with carbon particles.* J. exp. Zool. 103: 159-304.
- VAKAET, L. 1962. *Some new data concerning the formation of the definitive endoblast in the chick embryo.* J. Embryol. exp. Morph. 10: 38-57.
- 1962. *Pregastrulation en Gastrulation der Vogelkeim, Morfologische en Experimentele studie.* Presses Académiques Européennes, Bruxelles. 244 pp.

- VAKAET, L. et M. MAREEL, 1964. *Quelques précisions sur la régénération de l'endoblaste du blastoderme de Poulet*. C. R. Soc. Biol. 158: 902-904.
- WADDINGTON, C. H. 1932. *Experiments on the development of chick and duck embryos cultivated « in vitro »*. Phil. Trans. Roy. Soc. B. 221: 179-230.
- 1952. *The Epigenetics of Birds*. Cambridge Univ. Press. 272 pp.
- WETZEL, R. 1929. *Untersuchungen am Hühnchen. Die Entwicklung des Keimes während der ersten beiden Bruttage*. Arch. Entwicklungsmech. Organ. 119: 188-321.
-

EXPLICATIONS DES PLANCHES

PLANCHE I

FIG. 1.

Embryon opéré au stade 3 et fixé 12 heures après l'opération au moment où il a atteint le stade du prolongement céphalique long. Sur cette coupe transversale passant par le prolongement céphalique, on voit que l'endothéloïde s'est reformé sous le neurectoblaste. (grossissement $75\times$).

FIG. 2.

Embryon opéré au stade 4. Il était au stade 9 après 45 heures d'incubation totale. Notez la présence d'endoblaste vitellin sous la ligne primitive. (grossissement $120\times$).

FIG. 3.

Embryon opéré au stade 3+. Il avait 9 somites au moment de la fixation et l'embryon était parfaitement normal. Sur une coupe transversale de la tête, on voit que l'intestin céphalique est bien formé et que de l'endoblaste vitellin se retrouve sous la tête. (grossissement $72\times$).

FIG. 4.

L'embryon opéré au stade 3+ a été fixé au stade 5 dix heures après l'opération. Pour les explications, le lecteur est prié de se référer à la figure 2 dans le texte. (grossissement $30\times$).

FIG. 5.

Après 40 heures d'incubation, cet embryon opéré au stade 4 a été fixé. Il était pourvu de 8 paires de somites. Sur cette coupe transversale, on remarque que l'endoblaste n'est représenté que par un mince feuillet endothéloïde, l'ébauche cérébrale est relativement mal conformée. (grossissement $124\times$).

FIG. 6.

Des marques de charbon ont été appliquées sur la partie antérieure de la ligne primitive après enlèvement de l'endoblaste au stade 3. L'embryon a été fixé au stade 5 après 12 heures d'incubation post-opératoires. On constate que beaucoup de grains de charbon sont restés accolés à l'endoblaste nouvellement formé. (grossissement $200\times$).

PLANCHE II

FIG. 7.

Une marque de charbon a été déposée sur le mésoblaste extra-embryonnaire en arrière. Tous les grains de charbon restent liés au mésoblaste des îlots sanguins, qui, après 22 heures d'incubation post-opératoires, est recouvert par l'endoblaste vitellin qui a régénéré à partir du bord interne de l'aire opaque. (grossissement $231\times$).

FIG. 8.

Marques de charbon apposées sur la partie antérieure de la ligne primitive au stade 3+. Après 23 heures d'incubation post-opératoires, l'intestin céphalique est constitué. Sur les coupes transversales, on constate que la plupart des particules de charbon sont regroupées dans l'intestin céphalique. (grossissement $150\times$).

FIG. 9.

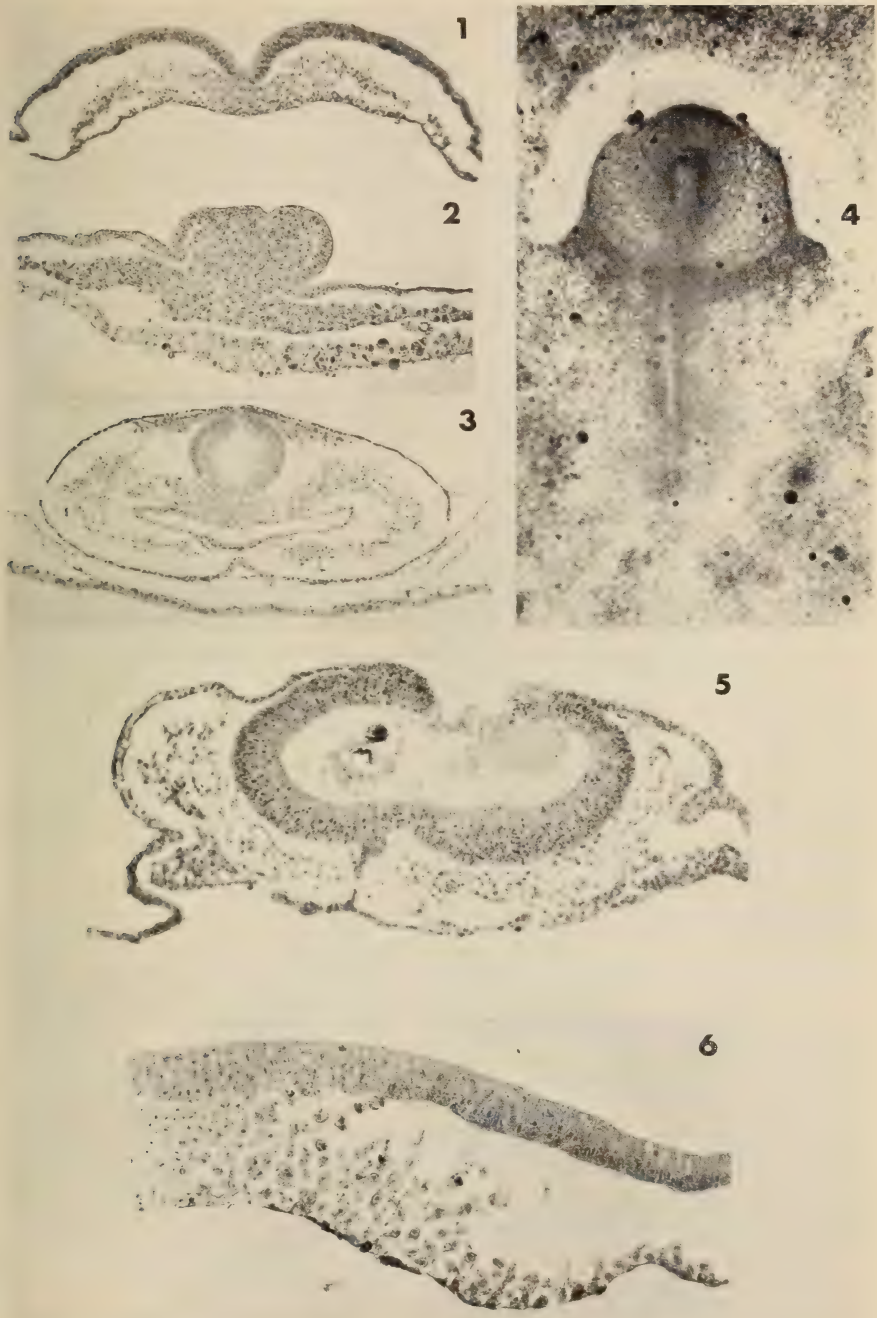
Embryon fixé après 20 heures d'incubation post-opératoires. On voit que le marquage est localisé à ce niveau presque exclusivement dans l'intestin céphalique. (grossissement $350\times$).

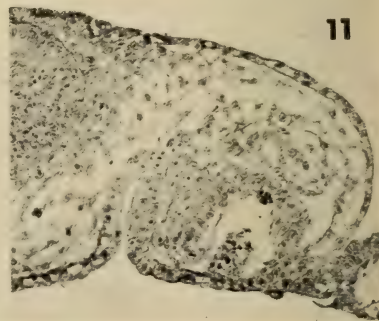
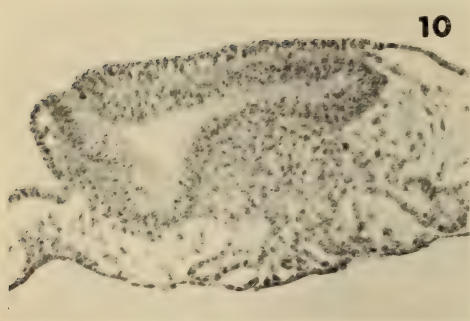
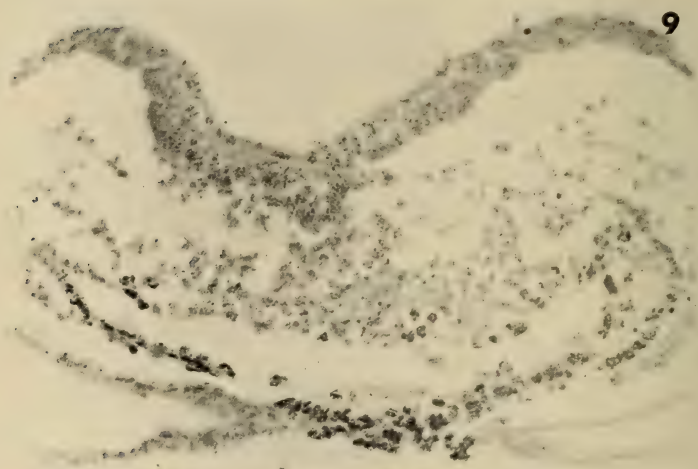
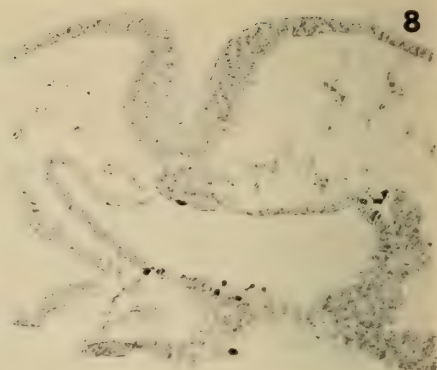
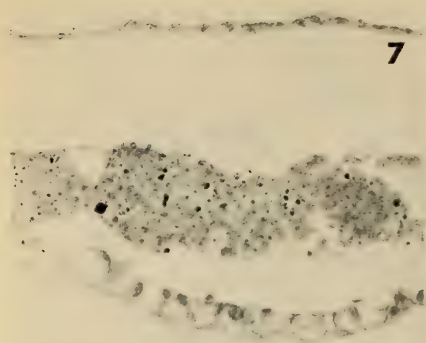
FIG. 10.

Embryon opéré au stade 3+ et incubé au total pendant 46 heures. Notez la présence sous l'axe embryonnaire de l'endoblaste bien reconstitué. L'ébauche neurale mal conformée est fermée à ce niveau. Sous le système nerveux, on distingue une masse désordonnée de cellules qui proviennent d'un repli épiblastique qui s'est détaché de la face dorsale. (grossissement $180\times$).

FIG. 11.

Cet embryon a été opéré au stade 3 et incubé pendant 51 heures au total. De l'endoblaste pharyngien s'est différencié. A ce repli de l'endoblaste s'est adossée l'une des deux ébauches cardiaques encore peu différenciées. (grossissement $180\times$).





N° 18.	STERN, Curt. Pigmentation Mosaicism in Intersexes of <i>Drosophila</i> . With 5 figures	339-356
N° 19.	TARDENT, Pierre. Zur Sexualbiologie von <i>Hydra attenuata</i> (Pall). Mit 8 Textabbildungen	357-382
N° 20.	WHITE, M.J.D. Further Studies on the Cytology and Distribution of the Australian Parthenogenetic Grasshopper, <i>Moraba virgo</i> . With 3 figures	383-398

Fascicule 3.

N° 21.	KRÄMER, A. Sichtmarkierung bei Gemsen und andern einheimischen Huftieren	400-407
N° 22.	KURT, Fred. Feldbeobachtungen und Versuche über das Revierverhalten der Rehböcke (<i>Capreolus capreolus</i> L.). Mit 4 Textabbildungen und einer Tabelle	408-421
N° 23.	SÄGESSER, H. Über den Einfluss der Höhe auf einige biologische Erscheinungen beim Reh (<i>Capreolus c. capreolus</i> und bei der Gemse (<i>Rupicapra r. rupicapra</i>). Mit 6 Textabbildungen und 2 Tabellen	422-433
N° 24.	SCHLOETH, R. Verwandtschaftliche Beziehungen und Rudelbildung beim Rothirsch (<i>Cervus elaphus</i> L.). Mit einer Textabbildung	434-440
N° 25.	WANDELER, A. Ursachen der Nebennierenhypertrophie beim Reh (<i>Capreolus c. capreolus</i>). Vorläufige Mitteilung. Mit 2 Textabbildungen	441-446
N° 26.	NIEVERGELT, Bernhard. Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (<i>Capra ibex</i> L.). Mit 5 Tabellen	446-454
N° 27.	HUBER, W., U. GRAF und I. WANDELER. Zur Biometrie des Säugetierschwanzes (Vorläufige Mitteilung). Mit 14 Textabbildungen	455-467
N° 28.	TARDENT, P. und U. MORGENTHALER. Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei <i>Hydra attenuata</i> Pall. Mit einer Textabbildung und 3 Tabellen	468-480
N° 29.	TARDENT, Pierre. Experimente zur Frage der Geschlechtsbestimmung bei <i>Hydra attenuata</i> (Pall.). Avec 3 figures dans le texte	481-492
N° 30.	GALLERA, J. Mise en évidence du rôle de l'ectoblaste dans la différenciation des somites chez les Oiseaux. Avec 5 figures dans le texte	492-503
N° 31.	HAUSER, R. und F. E. LEHMANN. Abhängigkeit der normogenetischen Regeneration der Schwanzspitze bei <i>Xenopus laevis</i> Daud. von einem neurogenen Faktor im Liquor cerebrospinalis. Mit 4 Textabbildungen	503-511
N° 32.	SCHEURER, R. und M. LÜSCHER. Die phasenspezifische Eireifungskompetenz der Ovarien von <i>Leucophaea maderae</i> . Mit 2 Textabbildungen und einer Tabelle	511-516
N° 33.	WYSS-HUBER und M. LÜSCHER. Über die hormonale Beeinflussbarkeit der Proteinsynthese in vitro im Fettkörper von <i>Leucophaea maderae</i> (Insecta). Mit einer Textabbildung	517-521
N° 34.	BÉGUIN, François. Un intestin externe: la cuticule des cestodes et les structures qui lui sont associées. Avec 2 figures dans le texte	521-526
N° 35.	UEHLINGER, Verena. Description chez <i>Xenopus laevis</i> D. d'une mutation dominante « Screwy » (S), létale à l'état homozygote. Avec 3 figures dans le texte et un tableau	527-534
N° 36.	MISLIN, H. Zum Problem der Innervation und Erregungsausbreitung bei den aktiv pulsierenden Flughautvenen der Chiroptera <i>Pteropus vampyrus</i> und <i>Myotis myotis</i> . Mit 2 Textabbildungen und 10 Tabellen	534-547
N° 37.	MEYLAN, A. Données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores européens (Mamm.). Avec 12 figures et un tableau	548-558
N° 38.	WEBER, Rudolf. Über den Wirkungsmechanismus des Thyroxins in der Metamorphose der Amphibien. Mit 3 Textabbildungen	559-567
N° 39.	PERRET, M.-M., H.-J. HUGGEL et W. GEIGER. Développement du cœur embryonnaire de la truite: formation de fibres striées. Avec 2 planches hors texte	567-570
N° 40.	GOLDSMITH, N. F., H. HUGGEL and C. A. BOUVIER. The Effects of Norethynodrel with Mestranol (Enovid) on Serum Cations and Blood Clotting in the Rat. With 2 text figures	571-578

Fascicule 4.

N° 41.	MATTHEY, R. Note sur un nouveau caryotype dans le système chromosomique polymorphe de <i>Mus (Leggadia) minutoides musculoides</i> Smith. Avec 5 figures dans le texte	579-584
N° 42.	MATTHEY, R. Le polymorphisme chromosomique des <i>Mus</i> africains du sous-genre <i>Leggadia</i> . Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus. Avec 4 figures dans le texte	585-607
N° 43.	ZEIER, H. Prüfung der mnestischen Leistungsfähigkeit bei Tauben	609-619
N° 44.	FIORONI, P. Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (<i>Mollusca, Gastropoda</i>). Mit 113 Textabbildungen	621-876
N° 45.	MODAK, S. P. Analyse expérimentale de l'origine de l'endoblaste embryonnaire chez les oiseaux. Avec 6 figures dans le texte et 2 planches hors-texte	877-908

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE.

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	» 12.—
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	» 42.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	» 38.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	» 12.—
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. FUHRMANN	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	» 68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. DE SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

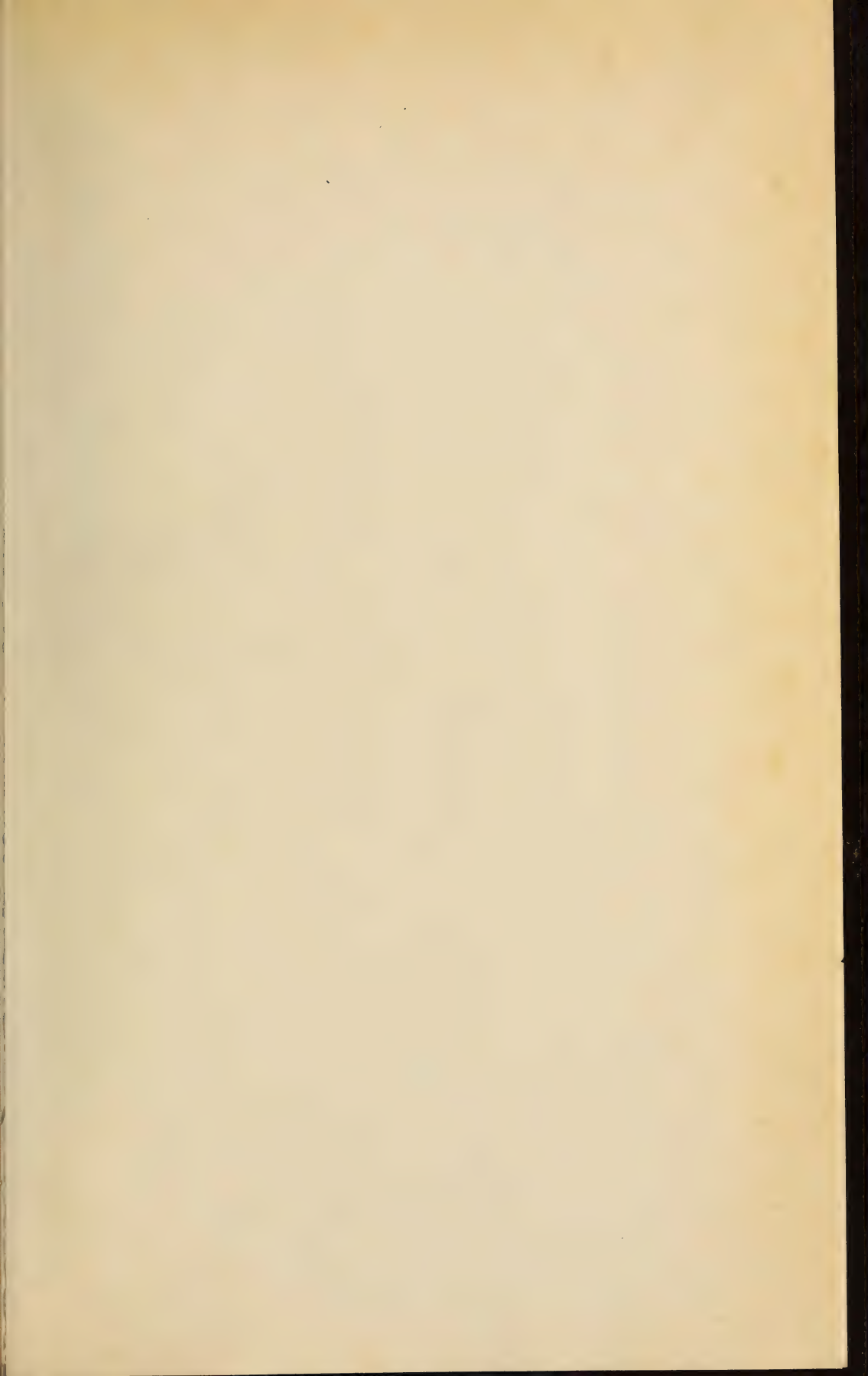
CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

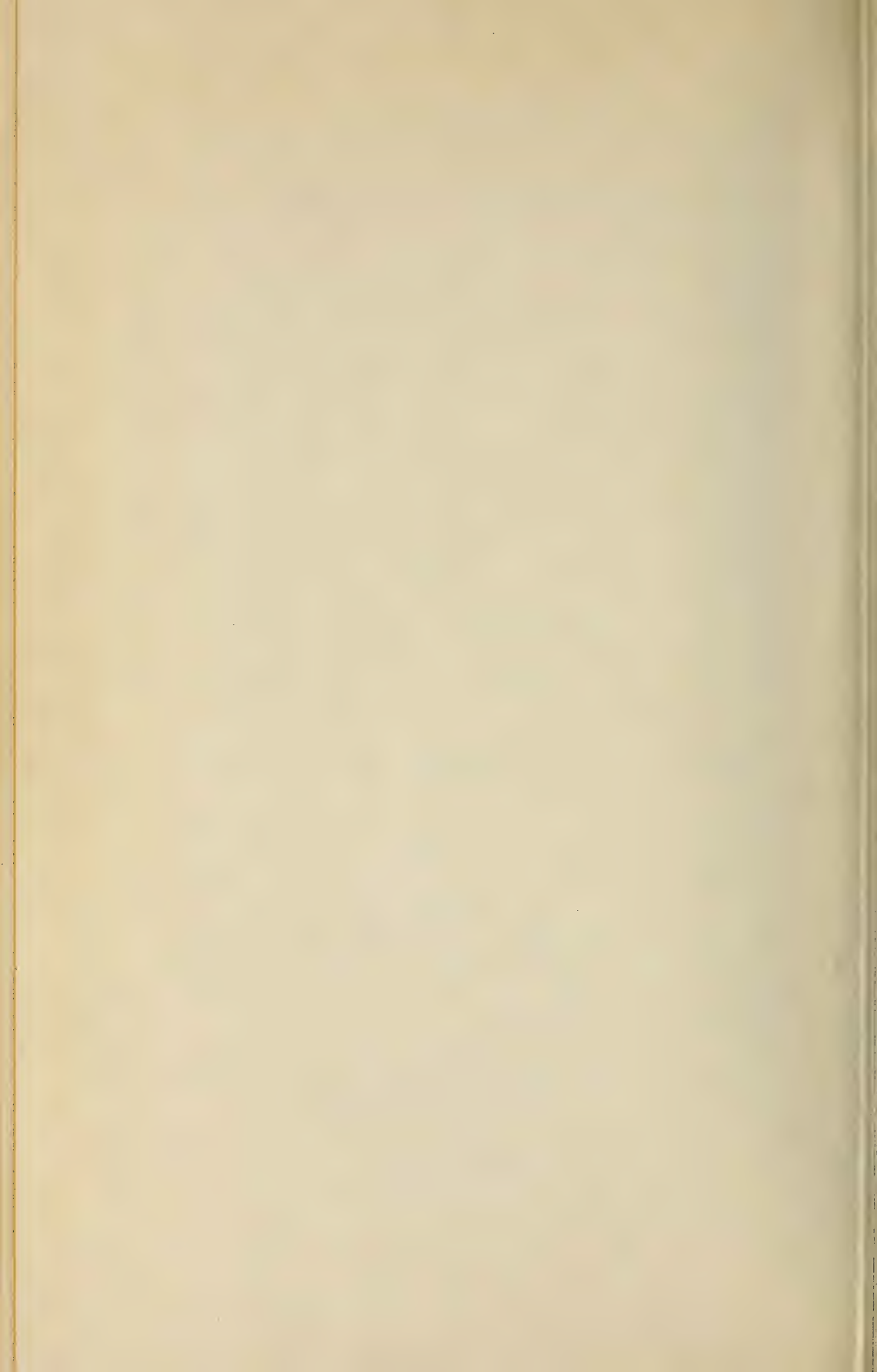
1^{re} partie. — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches. Fr. 300.—

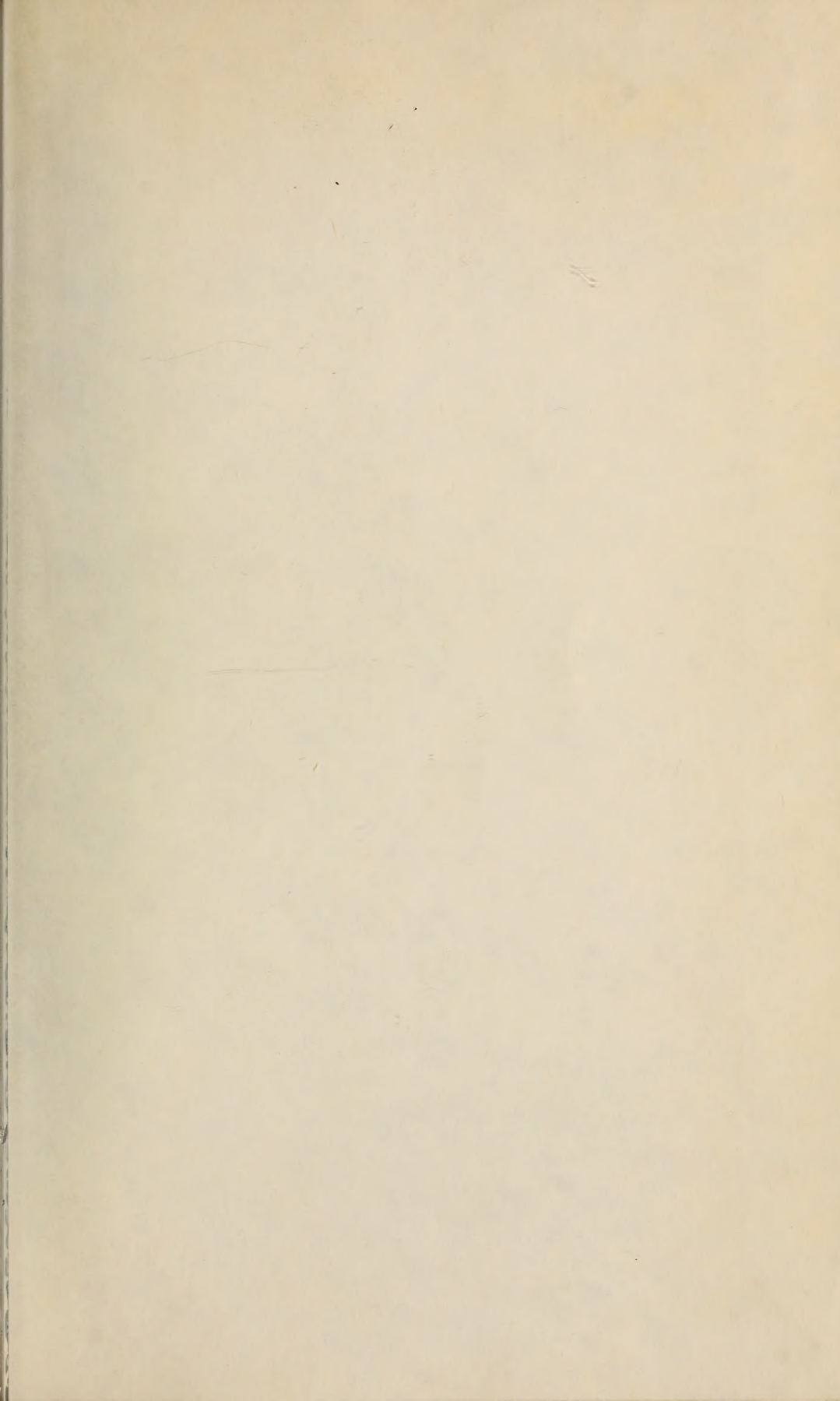
COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen Fr. 24.—

IMPRIMÉ EN SUISSE











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1472